

TRAITÉ

DE

ZOOLOGIE CONCRÈTE

PAR

Yves DELAGE

PROFESSEUR
A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

Edgard HÉROUARD

CHEF DES TRAVAUX DE ZOOLOGIE
A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

LEÇONS PROFESSÉES A LA SORBONNE

TOME VIII

LES PROCORDÉS

AVEC 54 PLANCHES EN COULEURS ET 275 FIGURES DANS LE TEXTE



PARIS
LIBRAIRIE C. REINWALD
SCHLEICHER FRÈRES, ÉDITEURS
15, RUE DES SAINTS-PÈRES, 15
1898

TABLE DES MATIÈRES

PROCORDÉS. — *PROCHORDATA*

ERRATA

Page 68, ligne 6 du titre, au lieu de. . . . . *CEPHALOCHORDA* (R. LANKESTER),
lisez *CEPHALOCHORDA* (HATCHETT JACKSON).

— 68, — 1 de la note 4, au lieu de : pour les deux autres, lisez : pour les autres.

— 73, — 2 en descendant, après *cavité péribranchiale,* ajoutez : (épicœle d'HUXLEY).

PROCORDÉS — *PROCHORDATA*

Nous réunissons dans cet embranchement le *Balanoglossus*, l'*Amphioxus* et les *Tuniciers*. Au premier abord, il semble extraordinaire, presque absurde, que l'on songe à placer dans un même groupe des êtres d'apparence si peu semblables, que les zoologistes, il y a seulement vingt-cinq ans, plaçaient, l'un parmi les Vers, l'autre parmi les Poissons et les derniers, à côté des Mollusques, parmi les Molluscoïdes. Il est réel que leur aspect extérieur est aussi différent que possible, mais nous savons que ce n'est pas là un caractère auquel on doive attacher une grande importance dans la détermination des affinités. Aujourd'hui que l'étude de leur organisation intérieure a été poussée très loin, en raison de l'intérêt tout particulier qu'ils présentent, il n'est point de zoologiste qui nie leur étroite ressemblance. Plusieurs, certes, les classent autrement que nous ne faisons, jugeant qu'ils présentent des affinités plus étroites avec d'autres groupes du Règne animal, mais aucun ne songe à regarder ce rapprochement du même œil qu'on aurait fait il y a un quart de siècle.

Nous ne voulons pas discuter ici la question si vaste de leurs affinités réciproques et de leurs relations avec les groupes voisins, cet exposé ne pouvant trouver place qu'après l'étude détaillée de leur anatomie et de leur développement; mais nous pouvons indiquer sommairement les caractères qui justifient leur rapprochement.

Les Vertébrés sont essentiellement caractérisés par trois traits d'organisation :

1° Ils ont le système nerveux central tout entier d'un même côté du tube digestif, du côté dorsal; aucune partie ne forme une masse ventrale reliée au reste par des connectifs périœsophagiens comme cela a lieu chez la plupart des Invertébrés;

2° Ils ont une notocorde, pièce squelettique de structure caractéristique et d'origine endodermique, située entre leur tube digestif et leur cordon nerveux dorsal;

3° Ceux d'entre eux qui ont une respiration aquatique, respirent au moyen de fentes branchiales perçant la paroi de leur pharynx.

Ces trois caractères ne se rencontrent chez aucun Invertébré, sauf ceux que l'on a réunis sous le nom de *Procordés* ou *Protocordés*. Les Procordés devraient donc, si l'on s'en tenait à ces trois caractères, être joints aux Vertébrés. Mais un grand nombre de raisons des plus sérieuses s'opposent à cette réunion, et c'est pour cela qu'on les place ensemble dans un groupe que l'on considère comme formant le trait d'union entre les Invertébrés et les Vertébrés proprement dits ([1]).

Les Procordés se divisent en trois classes :

Hemichordia (*Balanoglossus*), vermiformes, corps divisé en trois segments primitifs, trompe, collier et tronc, ce dernier ne présentant de métamérisation que dans les organes respiratoires et génitaux; corde dorsale réduite à un minime diverticule pharyngien contenu dans un lobe préoral proboscidiforme; tube digestif droit, anus terminal; mœurs et habitat des Annélides;

Cephalochordia (*Amphioxus*), pisciformes, corps non segmenté mais présentant dans presque tous ses organes une disposition métamérique très accentuée, bien que non concordante dans tous; corde dorsale s'étendant dans toute la longueur du corps et persistant chez l'adulte; tube digestif droit, anus ventral; nageant et s'abritant dans le sable;

Urochordia (Tuniciers), en forme d'outres à deux orifices; corps ne présentant une disposition métamérique que dans le pharynx; corde dorsale n'existant que dans une queue locomotrice qui disparaît à l'âge adulte (sauf chez les *Appendiculariæ*); tube digestif contourné, anus supéro-dorsal; libres et pélagiques, ou fixés par la face ventrale.

---

(1) Pour ce qui est des limites précises, l'accord est encore loin d'être fait. Les uns voudraient placer la limite des Vertébrés entre les Cyclostomes et les autres Poissons; d'autres voudraient comprendre l'*Amphioxus* et même les Tuniciers parmi les Vertébrés; d'autres préféreraient ne laisser dans les Procordés que les Tuniciers et l'Amphioxus, reléguant le Balanoglossus avec les Annélides ou même avec les Echinodermes; d'autres, au contraire, voudraient joindre aux Procordés le *Cephalodiscus* et même le *Rhabdopleura* et le *Phoronis*, c'est-à-dire tous nos Axobranches, ou bien seulement une partie d'entre eux. Toutes ces opinions contiennent une part de vérité et prouvent que nos classifications ne sauraient tenir compte de toutes les affinités. Il nous a semblé que le parti que nous avons pris est celui qui soulève le moins grand nombre d'objections.

Pl. 1.

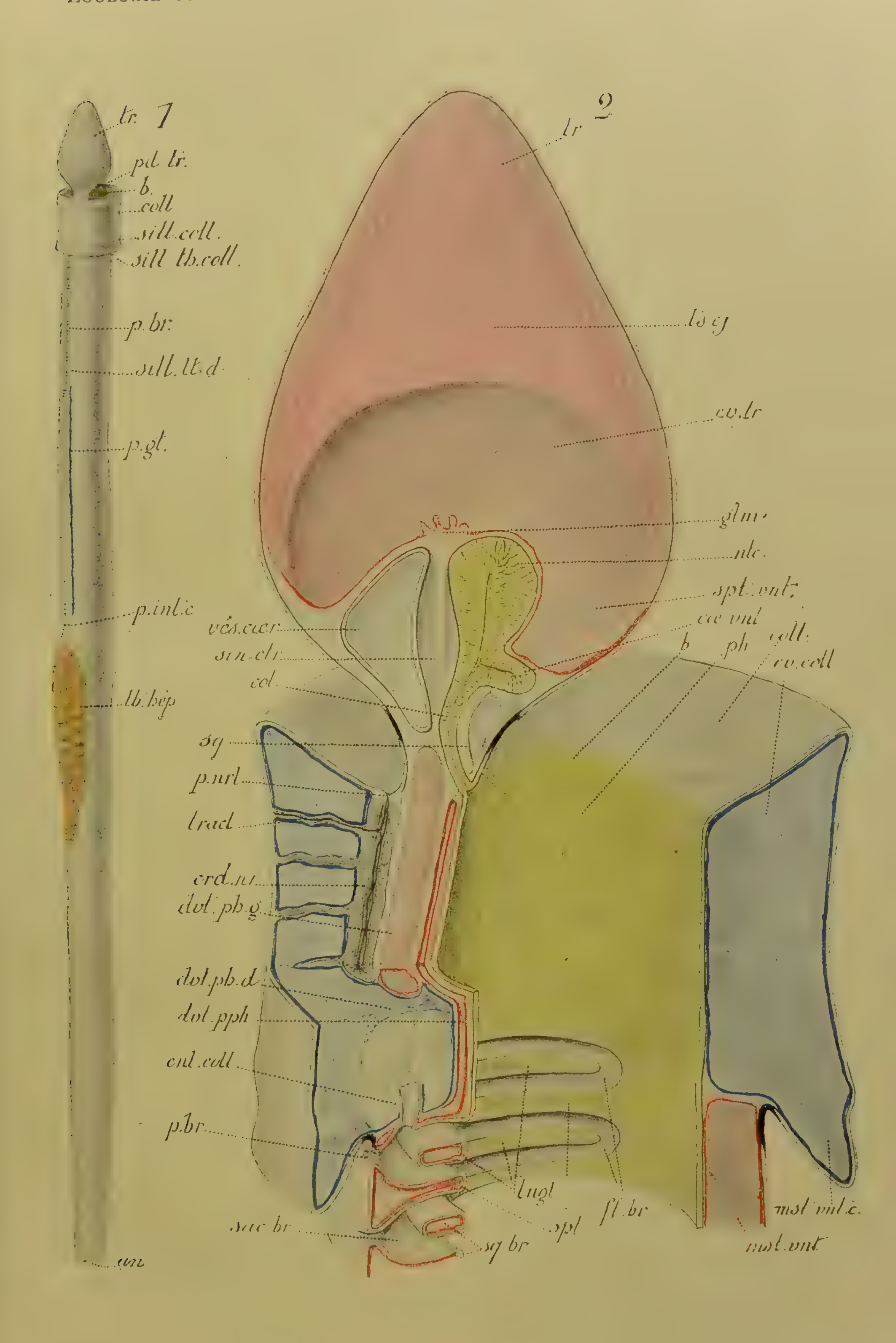
HEMICHORDIA

(Balanoglossus)

(TYPE MORPHOLOGIQUE)

an., anus;
b., bouche;
cnl. coll., canal collaire;
cœ. vnt., cæcum ventral;
coll., collier;
crd. nr., cordon neural;
cr. coll., cavité collaire;
cv. tr., cavité de la trompe;
dvt. ph. d., diverticule périhæmal droit;
dvt. ph. g., diverticule périhæmal gauche;
dvt. pph., diverticule péripharyngien;
ft. br., fentes branchiales dans l'œsophage;
glm., glomérule;
lb. hép., lobes hépatiques;
lngt, languettes branchiales;
mst. vnt. c., mésentère ventral du collier;
mst. vnt., mésentère ventral du tronc;
ntc., diverticulum pharyngien;
p. br., pores branchiaux;
pd. tr., pédicule de la trompe;
p. gt., pores génitaux;
ph., pharynx;
p. int. c., pores intestino-cutanés;
p. nrl., pore neural supérieur;
sac. br., sacs branchiaux;
sill. coll., sillon collaire;
sill. lt. d., sillon latéro-dorsal droit;
sill. th. coll., sillon tronco-collaire;
sin. ctr., sinus central;
spt., septa des fentes branchiales;
spt. vnt., septum ventral du collier;
sq., squelette de la trompe;
sq. br., squelette branchial;
tr., trompe;
tract., tractus du cordon neural;
ts. cj., tissu conjonctif;
ves. cœr., vésicule cardiaque.

Fig. 1. L'animal vu de profil du côté droit. (Sch.).
Fig. 2. Coupe sagittale de l'extrémité supérieure du corps montrant la disposition des vésicules cœlomiques (Sch.).
Du côté dorsal, dans la partie où le col et le tronc s'unissent, la coupe, au lieu d'être sagittale, est oblique pour montrer les sacs branchiaux et le canal collaire.


1
2
tr.
pd. tr.
b.
coll
sill. coll.
sill. th. coll.
p. br.
sill. lt. d.
p. gl.
p. int. c
lb. hép.
tr
cv. tr
spt. vnt.
cv vnt
b
ph
coll.
cv. coll
col.
sq
p. nrl.
crd. n
dvt. ph. g.
dvt. ph. d.
dvt. pph
cnl. coll
p. br.
spt
fl. br
mst. vnt. c.
mst. vnt.
sac br
sq br

Ire Classe

HÉMICORDES. — *HEMICHORDIA*

[Entéropneustes; — *Enteropneusti* (Gegenbaur);
Enteropneusta (Häckel); — *Ambulacralia bilateralia* (Metchnikov) (1);
Hemichorda (Bateson); — Céphalocordes hémicordes (Cassaigneau)]

TYPE MORPHOLOGIQUE

(Pl. 1 à 10 et fig. 1 a 65)

La classe ne contient qu'un genre, le *Balanoglossus*, que nous devons par conséquent décrire en lui-même. Mais récemment Spengel a taillé dans le Balanoglosse quatre genres : *Ptychodera*, *Schizocardium*, *Glandiceps* et *Balanoglossus* (*s. str.*).

Nous donnerons leurs diagnoses en décrivant les genres de la classe; mais, dans les descriptions suivantes, qu'il nous soit permis de les considérer en bloc sous leur ancienne dénomination commune et d'envisager les quatre genres actuels comme des variantes du type commun. Nous présenterons d'abord pour chaque organe la disposition la plus simple réalisée dans l'un des quatre genres et ferons connaître ensuite les complications progressives qui se présentent dans les autres. Comme aucun d'eux n'est le plus simple sous tous les rapports, il résultera de là un type morphologique, partiellement idéal par la combinaison de ses caractères, sans qu'à aucun moment nous ayons décrit autre chose que ce qui existe réellement dans la forme citée comme exemple.

Anatomie.

Extérieur. Orifices. — L'animal se présente sous l'aspect d'un long Ver plus ou moins cylindrique, légèrement atténué à ses extrémités (**1**, **2**, **11**, *fig. 1*).

Sa taille est fort variable : les plus petites espèces ne mesurent que 2 à 3 centimètres (*Ptychodera bahamensis*), tandis que *Ptychodera gigas* atteint jusqu'à 2m50 de long.

Il est en général coloré de teintes assez vives variant du jaune terne au rouge brique sur le corps, plus pâles et plus grisâtres vers la queue. La région hépatique est ordinairement nuancée de vert. Il y a d'ailleurs, sous ce rapport, une grande variabilité suivant les espèces.

Le corps se divise nettement en trois régions qui sont, de haut en bas : la *trompe* (**1**, *fig. 1*, *tr.*), le *collier* (*coll.*) et le *tronc*.

C'est au *collier* qu'appartient l'extrémité terminale morphologiquement supérieure. Il a la forme d'un disque circulaire, à peu près aussi large que haut. En bas, il se continue avec le tronc dont il est séparé

(1) Metchnikov a donné ce nom pour consacrer les affinités de ce groupe avec les Echinodermes, qu'il nomme *Ambulacralia radiata*.

par un sillon bien marqué; il est un peu plus large que la partie du tronc voisine et forme autour d'elle un repli circulaire qui descend un peu au-dessous du fond du sillon. En haut, il est excavé en coupe et le fond de la dépression est occupé par la bouche (*b.*), large et toujours béante.

Tout autour du collier, juste au-dessus de son bord inférieur, règne un *sillon collaire* (*sill. coll.*) qu'il ne faut pas confondre avec le sillon *tronco-collaire* (*sill. th. coll.*) (*venia verbo*) situé un peu plus bas, à l'union du collier avec le tronc.

La *trompe* (*tr.*), de forme ovoïde à grand axe vertical, est terminée en haut par une extrémité mousse et prolongée en bas en un pédoncule rétréci (*pd. tr.*) qui s'insère dans l'excavation supérieure du collier, en arrière de la bouche. On l'a comparée à un gland de chêne et au gland du pénis dont le prépuce (mais un prépuce très raccourci) serait représenté par les bords de l'excavation collaire. A sa base, du côté dorsal et un peu à gauche, se trouve un petit orifice, le *pore de la trompe* (**2**, *p. tr.*), qui conduit dans la cavité cœlomique de cet organe [1].

Le *tronc* représente la presque totalité de la longueur du corps. Vers le haut, il est cylindrique ou un peu aplati dorso-ventralement, puis il va en s'effilant progressivement jusqu'à l'extrémité inférieure qui est taillée à pic et porte l'*anus* (**1**, *fig. 1*, *an.*) terminal [2].

On peut lui distinguer quatre régions : une branchiale (*p. br.*), une génitale (*p. gt.*), une hépatique (*lb. hép.*) et une caudale, dont les noms indiquent le caractère, bien que les organes correspondants ne soient nullement limités d'une façon stricte aux régions qu'ils servent à désigner.

Tout le long de sa face dorsale, une ligne bien marquée (**2**, *fig. 1*, *sill. drs.*) sépare les moitiés droite et gauche ; à la face ventrale, une séparation existe aussi, mais moins nette.

Dans les *régions branchiale* et *génitale*, il existe de chaque côté un *sillon latéro-dorsal* (*sill. lt. d.*) ou *sillon branchio-génital* bien marqué, qui donne à ces deux régions, d'ailleurs mal distinctes extérieurement, une ressemblance en raison de laquelle on les réunit souvent sous le nom de *région branchio-génitale*.

---

[1] On verra en suivant le développement que le pore de la trompe est normalement unique, asymétrique, gauche. Mais des variations secondaires peuvent modifier ces caractères. Chez *Bal. Kupfferi*, il y a deux pores symétriques situés dorsalement non loin l'un de l'autre. Chez *Pt. minuta*, le même caractère se montre à titre de variation individuelle; on trouve aussi parfois chez lui un pore dorsal unique et médian. Enfin, d'après HILL, chez *Pt. australiensis*, ce caractère devient aussi variable que possible, le pore étant tantôt double et symétrique, tantôt simple, droit, gauche ou médian.

[2] La partie inférieure du corps est si fragile qu'étant alourdie par le sable qu'elle contient, elle se rompt avec la plus grande facilité et que, dans certaines espèces surtout, il est presque impossible d'obtenir l'animal entier. Mais cet accident ne cause à l'animal aucun inconvénient sérieux, et il doit y être sujet en dehors même des tentatives de capture. L'orifice artificiel du tube digestif continue à fonctionner comme anus.

Dans ce sillon s'ouvrent de nombreux orifices disposés en file linéaire serrée. Ce sont : dans la région branchiale les *pores expirateurs* (*p. br.*), dans la région génitale les *pores génitaux* (*p. gt.*). Les glandes génitales empiétant dans la partie inférieure de la région branchiale, on trouve à ce niveau les deux sortes d'orifices à la fois : ceux des branchies se trouvent sur la paroi interne du sillon; ceux des glandes sexuelles sur la paroi externe. Les premiers sont d'ailleurs plus grands et plus régulièrement disposés; ils conservent au delà de cette région mixte les mêmes positions relatives par rapport au sillon qui les contient (1).

La *région hépatique* (*lb. hép.*), sensiblement plus courte que la précédente, est souvent à peine distincte extérieurement, montrant à peine une voussure dorsale un peu plus accentuée (*Balanoglossus*, *Glandiceps*); d'autres fois (*Ptychodera*, *Schizocardium*), les diverticules hépatiques forment sur le dos des saillies très accentuées qui donnent à cette région un aspect d'autant plus caractéristique qu'elles sont vivement colorées d'une teinte variant du jaune au vert.

La *région caudale*, sur laquelle s'étendent, jusqu'à une certaine distance, des diverticules hépatiques, est simplement arrondie et va en s'effilant jusqu'à l'*anus* terminal, sans présenter de particularités dignes d'être notées.

Grands traits de l'organisation interne. — De la bouche à l'anus s'étend un long *tube digestif* rectiligne (**4**, *fig. 1*) sans grandes différenciations tout le long de son parcours, sauf dans la région hépatique où il présente des diverticules sacciformes correspondant à ceux que nous avons indiqués en décrivant l'extérieur. Entre le tube digestif et la paroi du corps règne une vaste *cavité générale* divisée par un double mésentère en deux moitiés droite et gauche. Dans la région génitale du tronc, cette cavité est partiellement occupée par les *glandes génitales* (*gtx.*) pareilles chez les deux sexes, qui forment, sur les côtés de la face dorsale, des masses multilobées, disposées en deux rangées longitudinales parallèles et s'ouvrant là où nous avons décrit les pores sexuels. Le cœlome du tronc ne communique ni avec le dehors ni avec celui du collier dont le sépare un diaphragme complet. La cavité du collier, double aussi, s'ouvre au dehors par deux petits canaux (**1**, *fig. 2*, *cnl. coll.*) qui aboutissent à la partie dorso-latérale du sillon tronco-collaire, non directement à l'extérieur, mais dans le canal expirateur de la première chambre branchiale dont il sera question dans un instant.

Le *système nerveux* est une dépendance de l'épiderme et partout

(1) Chez plusieurs espèces de *Ptychodera*, les parties latérales de la région branchio-génitale sont développées en prolongements lamelliformes appelés les *ailes dorsales* ou *ailes génitales*, qui se recourbent vers le dos et peuvent être assez développées (*Pt. clavigera*) pour se mettre en contact par leur bord externe devenu dorsal médian. Ces ailes déterminent alors un vaste tube dorsal (fig. 16, p. 22), fendu le long du dos, qui sert d'*atrium génito-branchial*. En haut, sous le collier et, à un moindre degré, en bas vers la région génitale, cette disposition est rendue permanente par le fait que les insertions de ces ailes convergent vers le dos.

reste en relation avec lui, sauf à la face dorsale du collier où il constitue un cordon isolé, s'étendant, à distance de l'épiderme, dans toute la hauteur du collier. Il en part un cordon dorsal, un anneau périœsophagien, un cordon ventral et divers autres prolongements qui seront décrits en temps et lieu.

Les parties les plus remarquables de l'organisation interne sont celles qui concernent la trompe et l'appareil branchial.

La *trompe* a la situation d'un *lobe préoral*. Elle contient une cavité centrale, le *cœlome de la trompe* (*cv. tr.*), qui s'ouvre au dehors par le *pore de la trompe* décrit à propos de l'extérieur et reste sans communication aucune avec les autres parties de la cavité générale. Cette cavité, déjà fort réduite par l'épaisseur des parois musculeuses, est encore restreinte par la présence à son intérieur d'une masse ovoïde, l'*organe central de la trompe*, qui a longtemps porté le nom d'*organe énigmatique*, mais dont on connaît bien aujourd'hui la structure, bien qu'on discute encore sur la signification morphologique et physiologique de quelques-unes de ses parties. Cette masse contient cinq organes :

1° Au centre, le *diverticule pharyngien* (*ntc.*), cæcum épithélial long et mince, s'ouvrant en bas à la partie supérieure et dorsale du pharynx et se terminant en haut en cul-de-sac au sommet de la masse ovoïde;

2° Le *squelette de la trompe* (*sq.*), petite pièce squelettique sans structure, située au-devant du diverticule pharyngien et se prolongeant en bas en deux cornes divergentes qui vont s'appuyer sur les côtés du pharynx ;

3° La *vésicule cardiaque* (*vés. car.*) entièrement close et vide, située en arrière du diverticule pharyngien dont elle est séparée par une

4° *Lacune sanguine cardiaque* (*sin. ctr.*) sans parois propres, limitée seulement en avant et en arrière par les deux organes auxquels elle est interposée et, sur les côtés et en haut, par le dernier organe dont il nous reste à parler et qui est

5° Le *glomérule excréteur* (*glm.*), organe urinaire rudimentaire qui coiffe le sommet de la masse ovoïde formée par les organes précédemment décrits.

La paroi péritonéale du cœlome de la trompe tapisse tout cet ensemble qui la soulève en faisant saillie sur le plancher de la cavité de la trompe.

Le *système branchial* occupe la région branchiale du tronc ; il est constitué par de très nombreux petits sacs, disposés en deux séries parallèles, à droite et à gauche des portions latéro-dorsales du pharynx, dans le cœlome de la région supérieure du tronc. Ces sacs s'ouvrent chacun dans le pharynx par une longue fente antéro-postérieure et au dehors, dans le sillon latéro-dorsal, par un orifice ovalaire beaucoup plus petit. On ne saurait mieux comparer cet ensemble qu'à l'appareil respiratoire d'une Raie, en supposant que les sacs branchiaux sont infiniment plus nombreux et serrés les uns contre les autres à la manière

des feuillets d'un livre et qu'ils s'ouvrent à la face dorsale du corps au lieu de déboucher à la face ventrale.

Ces indications sommaires suffisent pour donner une idée de la topographie générale du corps et nous permettre d'aborder son étude détaillée.

Paroi du corps. — La paroi du corps est formée d'un *épiderme* doublé d'une *membrane basale*, et de deux *couches musculaires*, l'une externe circulaire, l'autre interne longitudinale. Du tissu conjonctif est ordinairement interposé aux faisceaux musculaires et, à certaines places, s'étend en dedans de la musculature, dans la cavité cœlomique, sous forme de réticulum peu serré. On s'attendrait à trouver, en outre, en dedans de ces couches une paroi péritonéale, mais il n'en est rien : là où les couches conjonctive ou musculaire existent, il n'y a pas, d'ordinaire, d'épithélium péritonéal et inversement. Cela tient à ce que ces couches musculaire et conjonctive sont engendrées par une transformation de la paroi péritonéale, qui disparaît en général là où elle les forme et qui n'en forme point là où elle persiste avec son caractère histologique primitif. Cependant, il n'y a point incompatibilité entre ces deux processus et, en certains points, en particulier autour du tube digestif et sur les parois somatiques du tronc, il semble bien y avoir, en dedans de la musculature, une couche péritonéale (1).

Fig. 1.

Balanoglossus. Coupe de la paroi du corps (d'ap. Spengel).

cut., cuticule; **ep.**, épiderme; **gl.**, glandes; **nf. d.**, tronc nerveux dorsal.

L'*épiderme* (fig. 1, *ep.*) est formé d'une seule assise de hautes cellules cylindriques très étroites, ciliées, dont les noyaux sont situés à diverses hauteurs, ce qui avait fait croire à l'existence de plusieurs couches cellulaires. Entre ces *cellules de revêtement* sont de nombreuses *cellules glandulaires* (*gl.*), caliciformes et, naturellement, privées de cils (2).

A propos de la *basale*, SPENGEL émet une conception nouvelle qui mérite d'être signalée. On parle souvent de basale, mais peu d'histologistes ont précisé la nature de cette formation. Les uns la considèrent

(1) Cependant SPENGEL n'est pas très affirmatif sur ce point; il se demande s'il y a là un épithélium distinct des éléments sous-jacents ou simplement une disposition régulière d'éléments épithélio-musculaires. Par contre, HILL admet que toute la cavité de la trompe est revêtue d'un épithélium très net.

(2) Ces cellules sont de deux sortes : les unes atteignent la limitante, les autres plus courtes restent plus superficielles. Il y a dans leur répartition des variations dans le détail desquelles nous ne pouvons entrer.

comme un feutrage formé par des prolongements basilaires enchevêtrés des cellules épidermiques ; d'autres comme un feutrage analogue, mais dont les mailles seraient occupées par une substance interstitielle comparable, sauf la consistance, à celle du tissu osseux; d'autres enfin comme une simple sécrétion de l'épiderme, sans structure, une sorte de cuticule interne.

Spengel se range à cette dernière manière de voir, mais en la généralisant de la manière suivante : toutes les fois que deux tissus, semblables ou dissemblables, se trouvent en contact, ils sécrètent entre eux une substance cuticulaire anhiste dont la nature, indépendante de celle des éléments formateurs, est la même dans tout l'organisme. Les basales sous-épidermiques ne sont qu'un cas particulier de cette formation. Ces cuticules internes sont donc essentiellement bilaminées; leurs deux lames, dans la plupart des points, se soudent intimement, mais chez le Balanoglosse, il persiste entre elles, à certaines places, des espaces réels qui constituent les cavités sanguines, c'est-à-dire l'appareil circulatoire. Ces membranes, que nous décrivons à propos de la paroi du corps, se retrouvent aussi au contact des autres organes, en particulier dans la paroi du tube digestif et entre les feuillets péritonéaux qui forment les mésentères et les diaphragmes transversaux qui cloisonnent la cavité du corps; il y en a partout en un mot, aussi devons-nous leur donner un nom plus approprié que celui de basale : nous les appellerons *membranes limitantes* (Grenzmembran) ou simplement *limitantes*. C'est d'elles aussi que dépendent toutes les pièces squelettiques du corps des Entéropneustes. Le squelette de la trompe, le squelette branchial, etc., ne sont que des épaississements localisés de certaines limitantes.

La *musculature* est partout formée uniquement de fibres lisses. Nous avons fait connaître sa disposition générale; les particularités qu'elle présente dans la trompe, le collier et le tronc, seront décrites à propos de ces organes.

La trompe. — La trompe nous présente à décrire sa paroi, sa cavité et l'organe qu'elle contient.

Paroi. — L'*épiderme* est formé d'une simple assise de cellules, entremêlées ici aussi de cellules glandulaires. Ces cellules sont particulièrement basses à la face ventrale de la trompe et si riches en éléments glandulaires que les cellules cilifères y sont en minorité, en sorte que le revêtement ciliaire y est très réduit (¹).

La *limitante* sous-épidermique présente les mêmes caractères que dans les autres points de la paroi du corps; elle accompagne l'épiderme dans toute son étendue et se prolonge dans le septum ventral dont il va être bientôt question.

La *musculature* est lisse (²). La *couche circulaire* est mince, disposée

(¹) Certains auteurs nient même son existence.
(²) Bateson affirme l'existence de fibres striées, mais Spengel la nie.

en nappe, continue vers le haut et à la partie moyenne, mais dissociée vers le bas en faisceaux annulaires séparés par des intervalles. La *couche longitudinale* (**1**, *fig.* 2, et fig. 2), beaucoup plus épaisse, est formée de fibres insérées à leurs deux extrémités sur la limitante sous-épidermique et rectilignes, en sorte qu'elles sous-tendent la paroi épidermique comme une corde sous-tend l'arc. Elles sont en outre de longueur inégale, naissent ou se terminent à tous les niveaux. Il en résulte qu'elles s'entrecroisent sous des angles aigus et que les inférieures ont une direction presque radiaire, ce qui a fait croire, à tort, à une couche radiaire véritable.

Fig. 2.



Muscles longitudinaux et tissu conjonctif de la paroi de la trompe de *Balanoglossus Kupfferi* (d'ap. Spengel).

La paroi est renforcée d'une couche très épaisse de *tissu conjontif* (**1**, *fig.* 2, *ts. cj.*). Ce tissu existe déjà dans l'épaisseur de la couche musculaire longitudinale où il s'interpose aux faisceaux sous la forme d'une sorte de perimysium très délicat; mais il s'étend surtout en dedans de la musculature et remplit d'un réseau à fines mailles la majeure partie de la cavité de la trompe. Il ne laisse libre qu'un étroit espace circonscrivant l'organe central de la trompe (*cv. tr.*). A la limite de cette cavité centrale, il devient plus serré et forme une membrane assez dense qui rend plus nette cette limite (¹). Ce tissu est formé d'une substance conjonctive aréolaire sur les trabécules de laquelle sont couchées des cellules conjonctives, tandis que des cellules étoilées, libres, errent dans les mailles.

Une *assise péritonéale* épithéliale existe-t-elle en dedans de la couche conjonctive, tapissant la cavité centrale du côté pariétal? La chose n'est pas certaine. Spengel nie la présence de cet épithélium ; Hill l'affirme chez *B. australiensis*.

Septum ventral et musculature dorso-ventrale. — La partie inférieure de la cavité de la trompe est divisée en deux moitiés symétriques, par un *septum ventral* (*spt. vnt.*) qui s'étend entre la paroi ventrale de la trompe et l'organe central. Ce septum est de forme trapézoïdale. Les deux bords verticaux sont fixés, l'un à la paroi ventrale de la trompe, l'autre à celle de l'organe central; son bord supérieur concave est libre et laisse les deux moitiés de la cavité communiquer largement au-dessus de lui. Il ne s'étend pas en général jusqu'au fond de la cavité, se terminant inférieurement par un étroit bord libre au-dessous duquel les deux cavités qu'il sépare peuvent aussi communiquer ensemble. Il est formé, au centre, d'une membrane limitante en continuité avec celle qui double

(¹) Spengel soupçonne l'existence de fibres musculaires dans cette membrane, mais ne peut l'affirmer.

l'épiderme de la trompe, mais perforée à son union avec celle-ci par les faisceaux de la musculature circulaire. Sur ses deux faces s'étendent des fibres musculaires dorso-ventrales (**3**, *fig. 1*, *mcl. dv.*) qui partent de la limitante, se portent vers l'organe central, le contournent et se rejoignent en arrière de lui pour se continuer de nouveau, en direction dorso-ventrale, jusqu'à la paroi dorsale de la trompe. Elles forment là une sorte de septum musculaire dorsal, mais qui est noyé dans la musculature longitudinale et ne fait point saillie dans la cavité.

Cavité de la trompe. — Le cœlome de la trompe (**1**, *fig. 2*, *cv. tr.*) se trouve à peu près décrit après ce que nous avons dit des organes qui le limitent. Il a une forme ovoïde correspondant à celle de la trompe elle-même qu'il reproduit grossièrement, l'épaisseur des parois étant considérable et non uniforme; mais sa cavité est diminuée de tout le volume de l'organe central qui s'élève du plancher de la trompe et le réduit à un espace étroit, comparable à celui qui existe entre deux voûtes concentriques. En bas et en avant, il plonge profondément vers le pédicule de la trompe et forme un *diverticule ventral* séparé en deux moitiés par le septum ventral. En bas et en arrière, il s'enfonce aussi vers le pédicule mais moins profondément qu'en avant et forme deux *diverticules latéro-dorsaux*, symétriques par leur situation mais différents de forme. Celui de droite est moins profond et se termine en cul-de-sac (**2**, *fig. 2*, *cv. tr.*), tandis que celui de gauche se continue par un canal étroit jusqu'à l'extérieur, où il va s'ouvrir par le *pore de la trompe* (*p.*) dont nous avons défini la position en décrivant l'extérieur ([1]).

Nous venons de voir que, du côté pariétal, la présence d'un revêtement péritonéal était douteuse. Il n'en est pas de même pour le reste des parois. Tout l'organe central, tout ce qui reste du plancher autour de la base de celui-ci et les diverticules ventral et dorsaux sont revêtus d'un endothélium incontestable à cellules cylindriques courtes, entremêlées d'éléments glandulaires. Il est même certain qu'autour du plancher, cet endothélium remonte sur les parois externes plus ou moins haut selon les points. Tout le canal de sortie est tapissé d'un épithélium semblable qui, au niveau du pore, se continue avec l'épiderme.

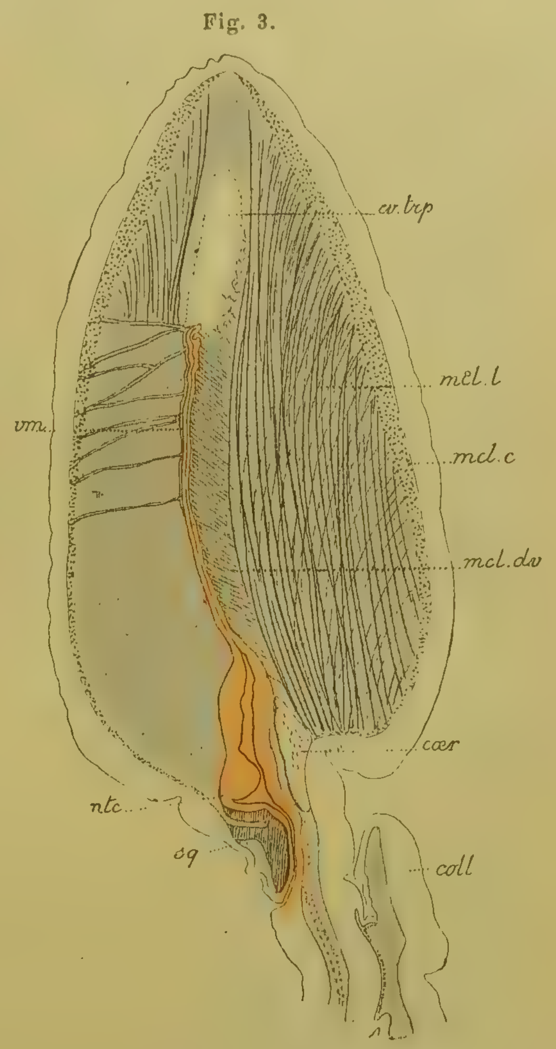
Passons maintenant à l'étude des parties constitutives de l'organe central.

Notocorde. — En raison des homologies qui seront démontrées plus tard, on donne ce nom à un *diverticule pharyngien* en forme de long tube cœcal (**1**, *fig. 2*, *ntc.*), qui part de la paroi dorsale du pharynx à peu de distance au-dessous de la bouche et monte dans l'organe de la trompe au sommet duquel il se termine en cul-de-sac. Ses parois sont relativement épaisses et sa cavité intérieure est très réduite.

([1]) Nous avons vu (p. 4) que ce pore peut être situé à droite ou au milieu, ou être double et symétrique. Les diverticules dorsaux de la trompe sont naturellement modifiés parallèlement à ces variations. Mais nous rappelons que la disposition décrite ici est morphologiquement primitive, ainsi que le prouvera le développement.

On peut lui distinguer trois parties : un *col* (*col.*), une *tête* et un *appendice ventral* (*cœ. vnt.*). Chez *Schizocardium* et *Glandiceps*, il y a en outre un *appendice vermiforme* qui surmonte la tête et s'élève au-dessus d'elle dans la cavité de la trompe (fig. 3, *vm.*). Le *col* est naturellement plus mince que la tête ; sa cavité est étroite et, sur la coupe transversale, en forme de croissant à concavité ventrale ; à certaines places, elle peut être interrompue par accolement et soudure des parois (1). Ses parois sont formées d'une seule couche de cellules, peu différentes de celles du pharynx et entremêlées comme celles-ci de cellules glandulaires caliciformes. Le *cœcum ventral* (**1**, *fig.* 2, *cœ. vnt.*) se détache du diverticule à l'union du col et de la tête, se porte en avant en se recourbant un peu vers le bas ; sa structure diffère peu de celle du col. Le *corps* a une cavité

Fig. 3.



Schizocardium brasiliense.
Coupe sagittale de la trompe (d'ap. Spengel).
cœr., vésicule cardiaque ; **coll.**, collerette ; **cv. trp.**, cavité de la trompe ; **mcl. d. v.**, muscles dorso-ventraux ; **mcl. l.**, muscles longitudinaux ; **mcl. c.**, muscles circulaires ; **ntc.**, notocorde ; **sq.**, squelette ; **vm.**, appendice vermiforme.

Fig. 4.



Coupe transversale de la notocorde de *Ptychodera minuta* (d'ap. Spengel).

très restreinte aussi, mais ses parois sont sensiblement plus épaisses et leur structure a donné lieu à de vives discussions, d'autant plus passionnées que leur résultat était considéré comme très important pour l'établissement des homologies du diverticule. Sur la coupe (fig. 4), cette structure semble être celle de la notocorde des Vertébrés, c'est-à-dire une masse de cellules extrêmement vacuolaires disposées sans

(1) Chez *B. canadensis*, le col a disparu et le corps forme dans la trompe une vésicule indépendante du tube digestif.

ordre et formant ensemble un cylindre plein. Spengel a montré par l'étude de *Pt. clavigera* qu'elle était plus simple, plus primitive et moins différente de celle des parois digestives, par le fait que les cellules avaient conservé l'arrangement épithélial. La paroi reste formée par une seule couche de cellules épithéliales ; mais ces cellules, très longues et très étroites dans la plus grande partie de leur longueur, sont munies en un point d'une grosse vacuole. Cette vacuole se place à un niveau quelconque dans la cellule, là où les vacuoles voisines lui laissent de la place, en sorte que l'ensemble des vacuoles occupe toute l'épaisseur de la paroi épithéliale et que les corps cellulaires sont réduits à de fins filaments circulant entre elles. Une substance gélatineuse comble les interstices laissés entre les cellules. Les noyaux eux-mêmes sont à des niveaux variés et paraissent ainsi irrégulièrement distribués sur les filaments qui séparent les vacuoles. La structure n'est donc pas aussi exactement semblable à celle de la notocorde des Vertébrés qu'on le croirait au premier abord. Elle en diffère par la persistance, non seulement d'une cavité centrale, mais de l'arrangement épithélial des cellules autour de cette cavité. C'est un fait intéressant à connaître, mais qui n'a en aucune manière la signification démonstrative que veut lui attribuer Spengel, lorsqu'il se fonde sur elle pour repousser toute assimilation entre le diverticule pharyngien et la notocorde des Vertébrés ; la notocorde, en effet, a chez ceux-ci une structure épithéliale au début de sa formation, et la structure décrite par Spengel montre seulement que la différenciation notocordale est un peu moins avancée ici que chez les Vertébrés. Dans l'*appendice vermiforme*, quand il existe, la cavité est entièrement virtuelle.

Fig. 5.



Squelette de la trompe de *Ptychodera aurantiaca* (d'ap. Spengel).

L'épithélium de la notocorde a, comme tous les autres, une limitante. Cette membrane entoure naturellement le diverticule comme un fourreau : aussi a-t-il été assimilé à la *gaine de la corde* des Vertébrés. Si cette assimilation est admissible, tout au moins n'est-elle pas stricte, puisque cette prétendue gaine a son équivalent dans les membranes basales si communes sous les épithéliums de tant d'animaux.

Squelette de la trompe. — Cet organe (fig. 5) est formé par une petite pièce dont la consistance est assez faible et est loin d'atteindre même celle du cartilage. Il est situé en avant du col du diverticule de la trompe (**1**, *fig. 2, sq.*), au-dessous de son cœcum ventral, et se prolonge au delà du pédicule de la trompe jusque dans le collier, plus bas que la bouche. Il se compose de trois parties : le corps, la carène et les crura. Le *corps* est une lamelle assez épaisse, aplatie d'avant en arrière, ver-

ticale dans sa partie inférieure, infléchie en avant vers le haut; il commence sous le cœcum ventral et se prolonge en avant du col du diverticule pharyngien. La *carène* est située en avant du corps; elle commence au-dessous de son extrémité supérieure, généralement par une extrémité libre, obtuse, et se prolonge en bas sous la forme d'une crête insérée sur le milieu de la face antérieure du corps. Les *crura* sont formés par la partie inférieure de la pièce, en continuité avec le corps qu'ils prolongent sous la forme de deux pointes divergentes. Ils passent de part et d'autre de la bouche et se terminent un peu au-dessous d'elle, immédiatement sous l'épithélium pharyngien.

Cet organe est anhiste; il est de tous côtés en continuité de substance avec les membranes limitantes du voisinage dont il constitue un simple épaississement local. Ces limitantes sont : en haut, celle du cœcum ventral du diverticule pharyngien; en arrière, celle du col du diverticule; en avant, celle de l'épiderme ventral du pédicule de la trompe et plus bas celle du pharynx; sur les côtés enfin, celle des couches musculaires du pédoncule de la trompe. Le corps est plus spécialement formé par la limitante du diverticule pharyngien, la carène par celle de l'épiderme ventral du pédoncule de la trompe, et les crura par celle de l'épithélium pharyngien. Bien qu'il soit anhiste, on constate sur les coupes qu'il est formé de couches concentriques correspondant aux phases successives de la sécrétion du dépôt qui l'a formé. Ces couches sont concentriques sur les crura; dans la partie inférieure du corps, les deux systèmes des crura se continuent quelque temps, entourés de couches concentriques communes. Les couches de la carène sont distinctes de celles du corps. D'une manière générale, les couches ont une direction intermédiaire à celle de l'axe de la pièce sur laquelle elles se déposent et à celle de la surface qui les sécrète. On trouve mêlée à sa substance une quantité notable de *pigment* brun jaunâtre, abondant surtout chez les individus âgés.

Le squelette est en général bien délimité du côté des épithéliums voisins, et entièrement dépourvu d'éléments cellulaires. Cependant, chez quelques espèces de *Ptychodera*, on y trouve, entre les couches de substance anhiste, quelques cellules qui, détachées des couches épidermiques limitrophes, ont été englobées à son intérieur.

Fig. 6.

Rapports entre l'épiderme et le squelette de la trompe chez *Glandiceps Talaboti* (d'ap. Spengel).

d., cellules épidermiques incluses dans le squelette

Sur ses parties latérales cette pièce squelettique est renforcée par une masse, squelettique aussi, mais de forme moins régulière et moins nettement limitée qu'on appelle le *tissu chondroïde*. Ce tissu, formé par le plancher de la trompe, consiste en une substance anhiste dans laquelle se trouvent incluses, non plus accidentellement, mais régulièrement, des cellules tantôt isolées, tantôt groupées par îlots, ce

qui lui donne l'aspect du cartilage (fig. 6). Ces cellules proviennent de sortes de papilles épithéliales (fig. 7) qui ont poussé sur les parois épithéliales formatrices du tissu et qui, détachées pendant sa formation, y ont été englobées. C'est le mode de formation des éléments exceptionnels du squelette de la trompe, mais régularisé. Ce tissu occupe les parties latérales du squelette de la trompe et comble en partie l'angle entre la carène et le corps, ainsi qu'une partie de l'espace voisin.

Fig. 7.



Cellules épidermiques (*c.*) envoyant un prolongement dans le squelette de la trompe chez *Glandiceps Talaboti* (d'ap. Spengel).

Vésicule cardiaque (**1** et **2**, *fig. 2*, *ves. cœr.*). — C'est une vésicule membraneuse *entièrement close*, située derrière le diverticule pharyngien dont elle est séparée par le sinus sanguin de la trompe. Pour bien comprendre sa disposition, il convient de partir d'un ovoïde qui est sa forme réelle chez la larve et d'en indiquer les modifications. Cet ovoïde s'est d'abord invaginé d'avant en arrière, de manière que sa face ventrale s'enfonce légèrement dans la cavité intérieure et devienne concave en avant. Cette invagination a pour effet de donner plus de place au sinus sanguin situé en avant d'elle. Puis, la partie inférieure de l'ovoïde s'est étirée en un prolongement long et mince. Enfin, sa face dorsale, au lieu d'être restée régulièrement convexe, a pris une forme anguleuse et s'est décomposée en deux faces, une supéro-dorsale oblique en arrière et en bas, libre dans la cavité de la trompe (sauf, bien entendu, le feuillet péritonéal interne de la trompe qui la revêt comme tout le reste) et une inféro-dorsale, oblique en avant et en bas. Cette dernière est, sur la ligne médiane, en contact direct avec la paroi dorsale de la trompe, tandis que sur les côtés, elle forme la paroi interne des deux diverticules dorsaux du cœlome de la trompe, dont l'un, celui de droite, se termine en cul-de-sac, tandis que celui de gauche s'ouvre au dehors.

La vésicule cardiaque comprend dans sa structure trois couches qui sont, de dehors en dedans : une limitante, une musculeuse et une épithéliale. La *limitante* est fort nette, continue, partout semblable à elle-même. La *couche épithéliale* est continue aussi, formée partout de cellules plates sauf sur la paroi antérieure concave où ses cellules sont plus épaisses, irrégulièrement piriformes. La *couche musculeuse*, au contraire, ne se rencontre qu'en certains points : à la paroi ventrale et dans le pédicule. Elle est lisse, bien entendu. A la face antérieure, ce sont des fibres transversales, tendues entre les bords latéraux de cette face et, naturellement, courbes comme elle ; elles sont sur un seul plan et pas serrées les unes contre les autres. Celles du pédicule ont aussi une direction transversale et sont naturellement très courtes.

La cavité intérieure est libre et contient, non du sang, mais un liquide incolore ; dans le pédicule, elle est obstruée par les fibres mus-

Pl. 2.

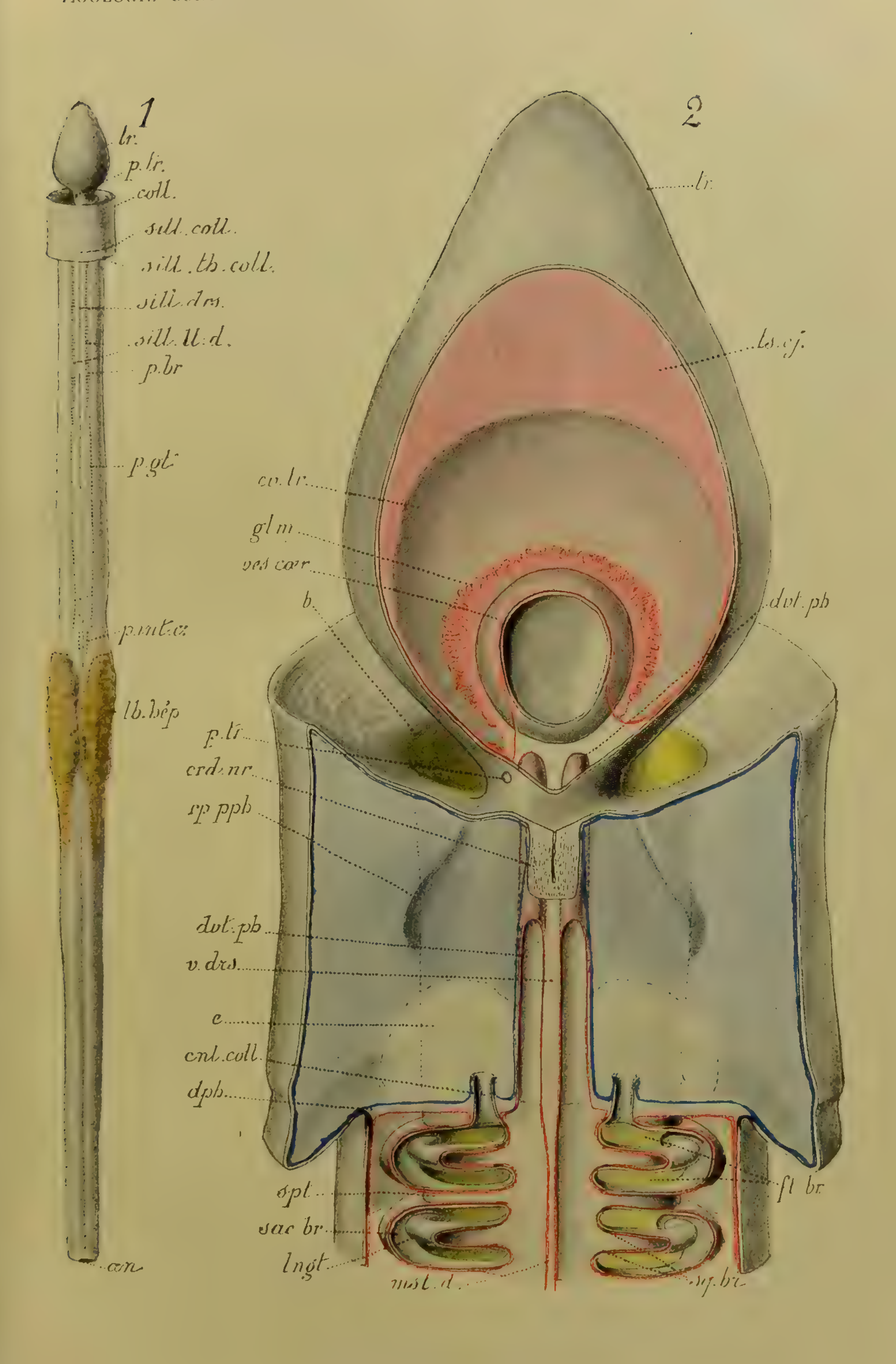
HEMICHORDIA
(*Balanoglossus*)

(TYPE MORPHOLOGIQUE)

(*Suite*).

an., anus;
b., bouche;
cnl. coll., canal collaire gauche;
coll., collier;
crd. nr., cordon neural coupé obliquement, la section passant par le pore neural;
cv. tr., cavité de la trompe;
dph., diaphragme;
dvt. ph., diverticules périhæmaux;
e., espace libre de la cavité du collier;
ft. br., fentes branchiales œsophagiennes;
glm., glomérule;
lb. hép., lobules hépatiques;
lngt., languettes des fentes branchiales;
mst. d., mésentère dorsal;
p. br., pores branchiaux;
p. gt., pores génitaux;
p. int. c., pores intestino-cutanés;
p. tr., pore de la trompe;
rp. pph., replis péripharyngiens;
sac. br., sacs branchiaux;
sill. coll., sillon collaire;
sill. drs., sillon dorsal;
sill. lt. d., sillon latéro-dorsal;
sill. th. coll., sillon tronco-collaire;
spt., septa des fentes branchiales;
sq. br., squelette des sacs branchiaux;
ts. cj., tissu conjonctif;
tr., trompe;
v. drs., vaisseau dorsal;
ves. cœr., vésicule cardiaque.

Fig. 1. L'animal vu de dos (Sch.).
Fig. 2. Coupe transverso-verticale passant en arrière du pédoncule de la trompe et montrant la disposition des vésicules cœlomiques (Sch.).


1
tr.
p.tr.
coll.
sill.coll.
sill.th.coll.
sill.drs.
sill.lt.d.
p.br
p.gt.
p.int.z
lb.hép
an
2
tr.
ts.cj.
cv.tr.
gl m
ves cœr
b.
dvt.ph
p.tr.
crd.nr.
rp.pph
dvt.ph
v.drs.
e
cnl.coll.
dph.
fl br.
spt
sac br
lngt
mst.d.
sq.br.

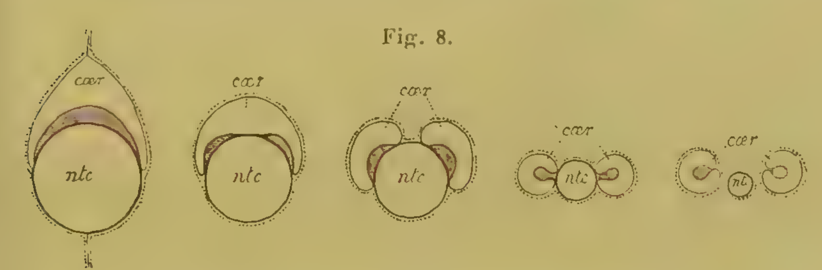
culaires et le revêtement épithélial qui arrive à se toucher d'un côté à l'autre ([1]).

On pourrait se demander pourquoi on donne le nom de *cœur* à un organe qui ne contient point de sang et qui ne peut agir sur le liquide sanguin que du dehors. Mais si l'on veut bien y réfléchir, on verra que cette disposition est au contraire fort naturelle. On la trouve étrange parce qu'on est tenté de comparer la cavité intérieure de la vésicule à celle du cœur, tandis qu'elle a plutôt la signification d'une cavité péricardique. Le vrai cœur, l'endocarde, est représenté par la face ventrale

(1) Chez *Schizocardium* et, à un moindre degré, chez *Glandiceps*, se rencontre une disposition additionnelle que nous allons décrire telle qu'elle existe chez le premier.

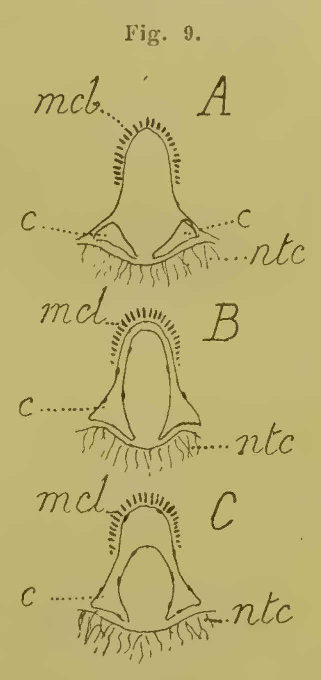
La vésicule cardiaque (fig. 8, *cœr.*), au lieu de se terminer en haut en cœcum obtus, se fend et se prolonge en deux *cornes* grêles qui se terminent plus haut en cœcum. Comme le diverticule pharyngien se termine aussi par un prolongement semblable (que nous avons appelé l'appendice vermiforme), on a là trois prolongements distincts entourés, chacun séparément, par une gaine péritonéale. La portion de ces appendices cardiaques qui est sur le prolongement de la face ventrale de la vésicule cardiale est, comme celle-ci, pourvue d'une couche musculaire transversale, et elle est complètement invaginée de manière à donner asile à un prolongement du sinus sanguin qui s'y trouve complètement enfermé, ne communiquant avec le dehors que par la fente virtuelle résultant de l'invagination. En outre, deux faisceaux musculaires partant du pédicule inférieur montent le long des parois de la vésicule et pénètrent dans ces deux cornes où leurs fibres se terminent en s'insérant à divers niveaux à leur limitante.

Fig. 8.



Coupes transversales successives de la notocorde et de la vésicule cardiaque du *Schizocardium* (d'ap. Spengel).
cœr., cœur; **ntc.**, notocorde.

Fig. 9.



Coupes successives de haut en bas de la vésicule cardiaque chez *Balanoglossus canadensis* (im. Spengel).
c., vésicule cardiaque; **mcl.**, muscles de la paroi de la trompe; **ntc.**, notocorde.

Spengel appelle ces prolongements des *oreillettes* (Herzohren), mais il ne semble pas que l'assimilation soit soutenable avec l'organe qu'indique ce nom.

Chez *B. canadensis* se présente une disposition inverse (fig. 9). La portion moyenne de la vésicule cardiaque monte beaucoup moins haut que d'ordinaire et, au lieu d'être largement excavée sur toute sa face ventrale ne présente en avant qu'un sillon, profond mais étroit, qui ne peut contenir qu'une faible partie de sang du sinus central. Ce sinus se prolonge au-dessus de la vésicule en un large espace limité en avant et en bas par le diverticule pharyngien, en haut et en arrière par la paroi même du cœlome de la trompe, et à son intérieur flotte un diverticule qu'envoie en haut la vésicule cardiaque. Ce n'est point la vésicule cardiaque mais la paroi de la trompe, au point où elle est en rapport avec le sinus central, qui met sa contractilité au service du sinus sanguin.

invaginée de la vésicule. Les rapports avec le sang deviendraient tout à fait normaux si l'invagination se complétait de manière à admettre tout le sinus dans la cavité, comme cela arrive pour les cornes cardiaques de *Schizocardium* (Voir la note précédente). Chez les Tuniciers inférieurs, le cardiopéricarde a une disposition toute semblable et sa lame cardiaque n'est de même qu'un tube invaginé, parfois même une simple gouttière, dont un organe voisin (l'estomac, comme ici le diverticule pharyngien) complète la fermeture. Comme ici, le myocarde est représenté par une simple couche de fibrilles musculaires doublant l'endocarde.

Sinus sanguin central (**1**, **2**, **5**, **6**, *sin. ctr.*). — Le sinus sanguin est un simple espace rempli de sang contenu entre la face concave de la vésicule cardiaque et le diverticule pharyngien. Il n'a pas de parois propres sur les côtés ; il est limité en haut par le glomérule (*glm.*), plus bas et latéralement par le feuillet viscéral du péritoine de la trompe (**5**, **6**, *prt. trp.*). Il est, comme toutes les autres parties de l'appareil circulatoire, creusé dans l'épaisseur des membranes limitantes des organes auxquels il est interposé, et ces membranes pourraient, à la rigueur, être considérées comme constituant ses parois. Ses connexions ne pourront être précisées que lorsque nous décrirons l'appareil circulatoire.

Glomérule (**1**, **2** et **5**, *glm.*). — Le glomérule, que l'on avait appelé d'abord *glande proboscidienne*, *branchie céphalique*, etc., lorsque sa structure et ses fonctions étaient mal connues, n'est pas à proprement parler un organe distinct, formé de tissus lui appartenant en propre. Ce n'est qu'un espace interstitiel occupé par du sang et limité par des organes qui persisteraient à peine modifiés si le glomérule venait à disparaître. Si le glomérule était absent, le feuillet viscéral du péritoine de la trompe recouvrirait directement la vésicule cardiaque et le diverticule pharyngien. Entre ces deux organes, il se trouverait en rapport immédiat avec le sinus sanguin central, le long d'une étroite fente en fer à cheval à concavité inférieure, représentant les parties latérales et supérieure de l'interstice entre la vésicule et le diverticule. Que l'on suppose maintenant (fig. 10) que le sang du sinus central s'épanche au dehors par cette fente en refoulant le feuillet péritonéal de manière à former deux larges anévrismes latéraux, symétriques (*gl.*), réunis en dessus par un bourrelet anévrismal plus étroit, et l'on aura, non pas encore le glomérule, mais en quelque sorte la matière première de cet organe ([1]).

Pour le compléter, il faut maintenant supposer que, dans cet anévrisme, on pratique des refoulements en doigt de gant qui, partant de la cavité de la trompe se dirigent en convergeant vers le centre du sinus

(1) Chez plusieurs espèces, le lobe médian envoie un prolongement en avant dans le septum ventral et un autre en arrière le long du bord supéro-dorsal de la vésicule cardiaque.

sanguin, mais sans l'atteindre, sans atteindre même tout à fait la fente en fer à cheval par où l'anévrisme a fait irruption. On découpera ainsi la cavité anévrismale en espaces minces, mais assez étendus en largeur

Fig. 10.

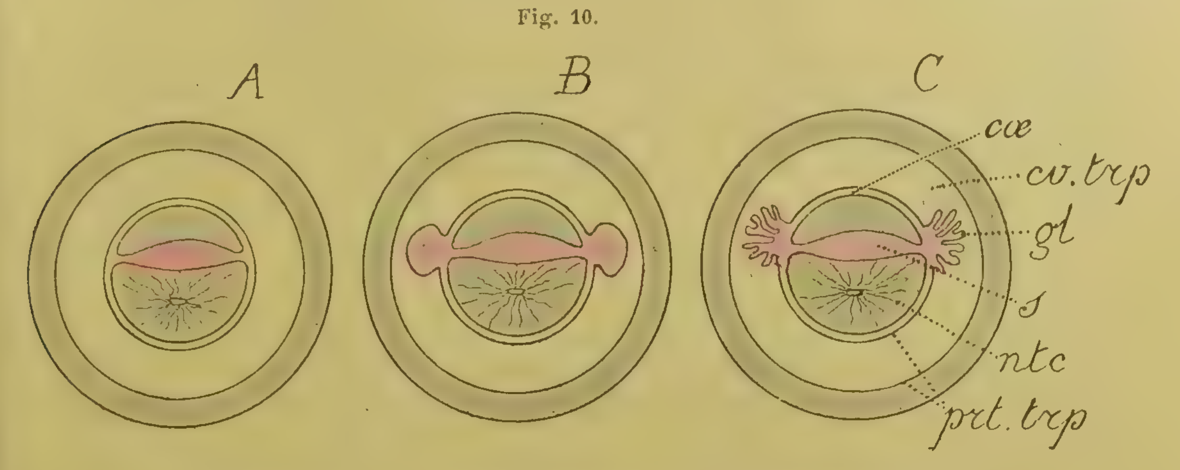


Schéma destiné à faire comprendre la constitution du glomérule.
cœ., cœur; **cv. trp.**, cavité générale de la trompe; **gl.**, glomérule; **ntc.**, notocorde; **prt. trp.**, péritoine de la trompe; **s.**, sinus sanguin.

et en profondeur, disposés en réseau, mais qui sont à un simple réseau plan, ce qu'est un cylindre à un disque de même diamètre. Du côté de la cavité anévrismale, on a ces espaces réticulaires remplis de sang; du côté du cœlome, on a ces nombreux diverticules en cul-de-sac dont les intervalles dessinent aussi un réseau polygonal. La paroi est partout formée uniquement par le feuillet viscéral du péritoine (fig. 11, *prt. tr.*) avec ses deux assises, l'une externe épithéliale, l'autre interne, la limitante sous-épithéliale, en contact avec le sang. L'épithélium péritonéal plonge au fond de tous les diverticules cœcaux de la face externe.

C'est là le schéma de l'organe. Pour passer de là à la disposition réelle, il suffit d'ajouter que ces cavités cœcales, ainsi que les colonnettes creuses qui leur correspondent intérieurement, sont très différentes de forme, de longueur, de grosseur, de direction, et que le tout ressemble à un plissement irrégulier plutôt qu'au gâteau d'abeille auquel on le compare souvent. La fente de communication avec le sinus central n'est pas continue, mais découpée en orifices fissiformes irréguliers. Il paraît en outre exister entre les colonnettes des soudures secondaires qui subdivisent encore les espaces parcourus par le sang.

Fig. 11.

Coupe tangentielle du glomérule de *Ptychodera minuta* (d'après Spengel).
c., cavités sanguines; **prt. tr.**, péritoine de la trompe.

Ainsi, l'épithélium de la face externe n'est séparé du sang que par la mince épaisseur de la limitante. L'ensemble de ces dispositions a pour effet, ici comme dans tous les organes sécréteurs, de multiplier la surface

de contact du sang et de l'élément dépurateur. On voit qu'ici ce résultat est atteint de la manière la plus simple. On pourrait donner à l'organe ainsi constitué le nom de *glande gaufrée*, par opposition aux *glandes feuilletées* (poumons des Arachnides) et aux *glandes tubuleuses* et *acineuses* si répandues chez tous les animaux. L'épithélium qui revêt la face externe des replis est formé de cellules pâles dans lesquelles se rencontrent de fines concrétions jaunes qui sont évidemment des grains d'excrétion. Il paraît y avoir parfois des fibres musculaires entre l'épithélium et la limitante.

Le détail des connexions circulatoires de l'organe sera décrit à propos du système vasculaire.

Le collier. — La structure de cette région du corps est fort compliquée et demande quelque attention pour être bien comprise.

Conformation générale du collier et cœlome collaire (**1**, **2** et **5**). — Le collier a, comme nous l'avons vu, la forme d'un tambour dont la paroi supérieure, au lieu d'être horizontale, serait déprimée en infundibulum. Au centre de l'infundibulum s'ouvre largement la *bouche* (*b.*), et en arrière d'elle s'implante le *pédoncule de la trompe*. Ce pédoncule (**1**, *fig. 1*, *pd. tr.*) n'atteint pas le bord dorsal et laisse au bord supérieur du collier l'aspect d'un repli circulaire libre qui va en augmentant de hauteur d'arrière en avant. La face inférieure se continue avec le tronc, mais comme elle est un peu plus large que celle-ci, elle la déborde légèrement, tout autour, en un petit repli circulaire. Le collier est traversé par le *pharynx* (**1**, *fig. 2*, *ph.*), vaste tube cylindrique, si large qu'il occupe la majeure partie de sa cavité intérieure. Entre le pharynx et la paroi du collier, règne un espace de forme annulaire cylindrique qui a une paroi externe, cylindrique convexe, formée par le pharynx, une paroi interne, cylindrique concave, parallèle à la première, formée par la paroi collaire du corps, une base inférieure annulaire, étroite, horizontale, et une base supérieure, annulaire aussi, mais très oblique, s'étendant beaucoup plus haut vers la paroi externe correspondant au bord libre supérieur du collier, que vers la paroi interne correspondant à l'orifice buccal. Au côté dorsal de la bouche, on voit, faisant saillie dans la cavité collaire, le pédicule de la trompe contenant à ce niveau : 1° la partie inférieure du *col de la notocorde* (*ntc.*) se rendant à son embouchure dans le pharynx; 2° les *cornes du squelette de la trompe* (*sq.*) qui se portent sur les côtés de l'orifice buccal et le contournent en divergeant; 3° enfin, un *vaisseau dorsal* (**5**, *vd.*) qui, après avoir suivi la ligne médiane dorsale du pharynx, plonge dans le pédicule en arrière du diverticule pharyngien, pour se jeter dans le sinus cardiaque.

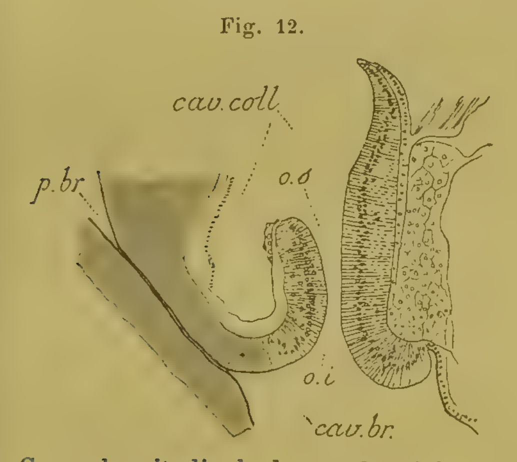
Morphologiquement, la cavité collaire est double, car elle dérive embryogéniquement de deux vésicules cœlomiques. Aussi devrait-elle être divisée en deux moitiés, sans communication entre elles, par un double *mésentère dorsal* et *ventral*. Mais en fait, ces mésentères n'existent

que dans la partie inférieure du collier, le dorsal un peu moins réduit que le ventral, et les deux moitiés de la cavité collaire communiquent largement entre elles au-dessus de ces cloisons (**5**).

La cavité collaire est encore partiellement divisée par deux longues et étroites lamelles qui font saillie sur la paroi pharyngienne (**2**, *fig. 2*, *rp. pph.*), bandelettes formées par un repli de la paroi cœlomique pharyngienne suivant un trajet hélicoïdal, partant dorsalement du pédicule de la trompe et aboutissant au mésentère ventral, après avoir contourné, chacune d'un côté, les parois du pharynx. Elles contiennent à leur intérieur une limitante dans l'épaisseur de laquelle sont contenus les canaux sanguins qui vont de la trompe au vaisseau ventral. Nous les nommerons *replis péripharyngiens* ([1]).

La cavité collaire communique avec le dehors par deux *canaux collaires* (**1** et **2**, *fig. 2*, *cnl. coll.*, et fig. 12 et 13), situés symétriquement

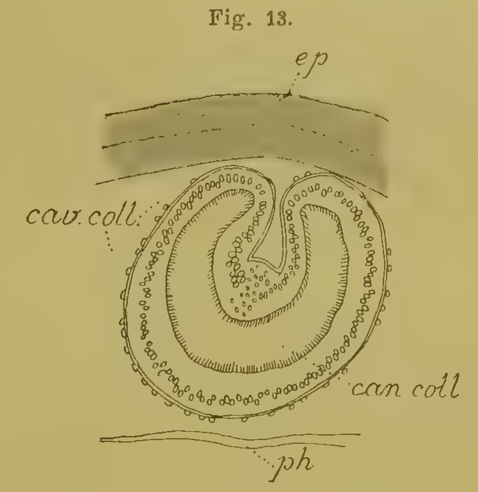
Fig. 12.



Coupe longitudinale du canal collaire de *Ptychodera minuta* (d'ap. Spengel).

cav. br., cavité du premier sac branchial; **cav. coll.**, cavité générale du collier; **o. i.**, orifice inférieur du canal collaire; **o. s.**, orifice supérieur du canal collaire; **p. br.**, orifice du premier sac branchial.

Fig. 13.



Coupe transversale du canal collaire de *Ptychodera minuta* (d'ap. Spengel).

can. coll., canal collaire; **cav. coll.**, cavité générale du collier; **ep.**, paroi externe du collier; **ph.**, paroi du pharynx.

à droite et à gauche dans la partie inféro-latérale du collier. Ces canaux s'ouvrent par les *pores collaires* (fig. 12, *o. i.*), non pas à la surface du corps, mais dans le canal de sortie de la première cavité branchiale, de chaque côté à la face supérieure de celui-ci, non loin de son orifice intérieur. Ces canaux collaires ne sont pas simplement creusés dans l'épaisseur de la paroi inférieure du collier. Ils font saillie dans sa cavité. Leur forme, sur la coupe transversale, est d'un croissant (fig. 13). A l'intérieur,

[1]) La disposition ici décrite se rencontre seulement chez trois genres. Dans le quatrième, *Ptychodera*, les deux bandelettes pharyngiennes ainsi que les canaux sanguins qu'elles contiennent, au lieu de suivre un trajet allongé, oblique en haut et en avant, se portent horizontalement en avant, en contournant immédiatement l'orifice buccal et se réunissent au niveau du bord inférieur de cet orifice. De leur réunion naît le vaisseau ventral qui commence dès ce point son trajet descendant et suit, par conséquent, le bord ventral du pharynx dans toute sa longueur.

ils sont tapissés d'un haut épithélium cylindrique vibratile qui se continue sur leur face externe, libre dans la cavité collaire, mais en perdant ses cils et devenant parimenteux.

La cavité collaire, si étroite déjà en raison du calibre du pharynx, encombrée, en outre, par les organes que nous venons de décrire, est encore réduite par la musculature de ses parois qui s'étend librement dans la cavité et par un tissu conjonctif abondant.

Epiderme. — L'épiderme est constitué comme sur le tronc, mais les cellules glandulaires n'y sont pas situées uniformément. C'est à elles surtout que sont dues les apparences d'anneaux que l'on observe à sa surface.

Musculature (**3**, *fig.* 6 et 7). — La musculature comprend quatre ordres de muscles : les pariétaux externes, les pharyngiens, les pariétaux supérieurs et les radiaires.

Les *muscles pariétaux externes* forment deux couches, une longitudinale externe (*mcl. p. l.*) et une circulaire interne (*mcl. p. c.*). La *couche longitudinale* ne confine à la limitante sous-épithéliale de la paroi que dans la région supérieure du collier; plus bas, ses fibres se portent en dedans pour venir s'insérer circulairement autour de la ligne d'union du pharynx avec la paroi collaire inférieure. La *couche circulaire* est immédiatement accolée à la longitudinale, mais elle n'existe que dans la région supérieure, là où celle-ci est accolée à la paroi externe.

Les *muscles péripharyngiens* forment aussi deux groupes : un longitudinal et un transversal. Les *muscles longitudinaux* (*mcl. l. pph.*) partent circulairement de la paroi collaire inférieure et, convergeant en haut et en arrière, viennent s'attacher aux crura du squelette de la trompe, formant ainsi un double éventail courbe qui contient dans sa concavité le pharynx et les replis péripharyngiens. Les *muscles transversaux* (*mcl. tr.*) s'étendent sur le pharynx dans cet espace en V ouvert en haut qui est compris entre les deux replis péripharyngiens. Ils se portent de l'une à l'autre de ces bandelettes, s'insérant à leur limitante au point où cette limitante se détache de celle du pharynx. Dans la partie inférieure où existe un mésentère ventral, ces fibres ne passent pas d'un côté à l'autre, mais s'insèrent de chaque côté à la limitante de ce mésentère [1].

Les *muscles pariétaux supérieurs* (*mcl. p. s.*) sont formés de fibres arciformes qui partent des crura et vont s'insérer au bord libre supérieur

[1] Chez *Ptychodera*, la disposition particulière de l'anneau vasculaire péripharyngien et des bandelettes qui le contiennent entraîne une modification de ces couches musculaires. Les fibres longitudinales, au lieu de former l'éventail, se dirigent, de leur insertion inférieure qui reste la même, parallèlement vers le haut. Les plus dorsales seules vont s'attacher aux crura; les autres s'insèrent au bord adhérent de la bandelette annulaire péripharyngienne. De même, les muscles transversaux ne sauraient avoir la même disposition que dans les autres genres, puisque l'espace intermédiaire aux replis péripharyngiens n'existe plus. Les choses se passent alors comme si ces fibres avaient été refoulées en haut pendant que les arcs

HEMICHORDIA

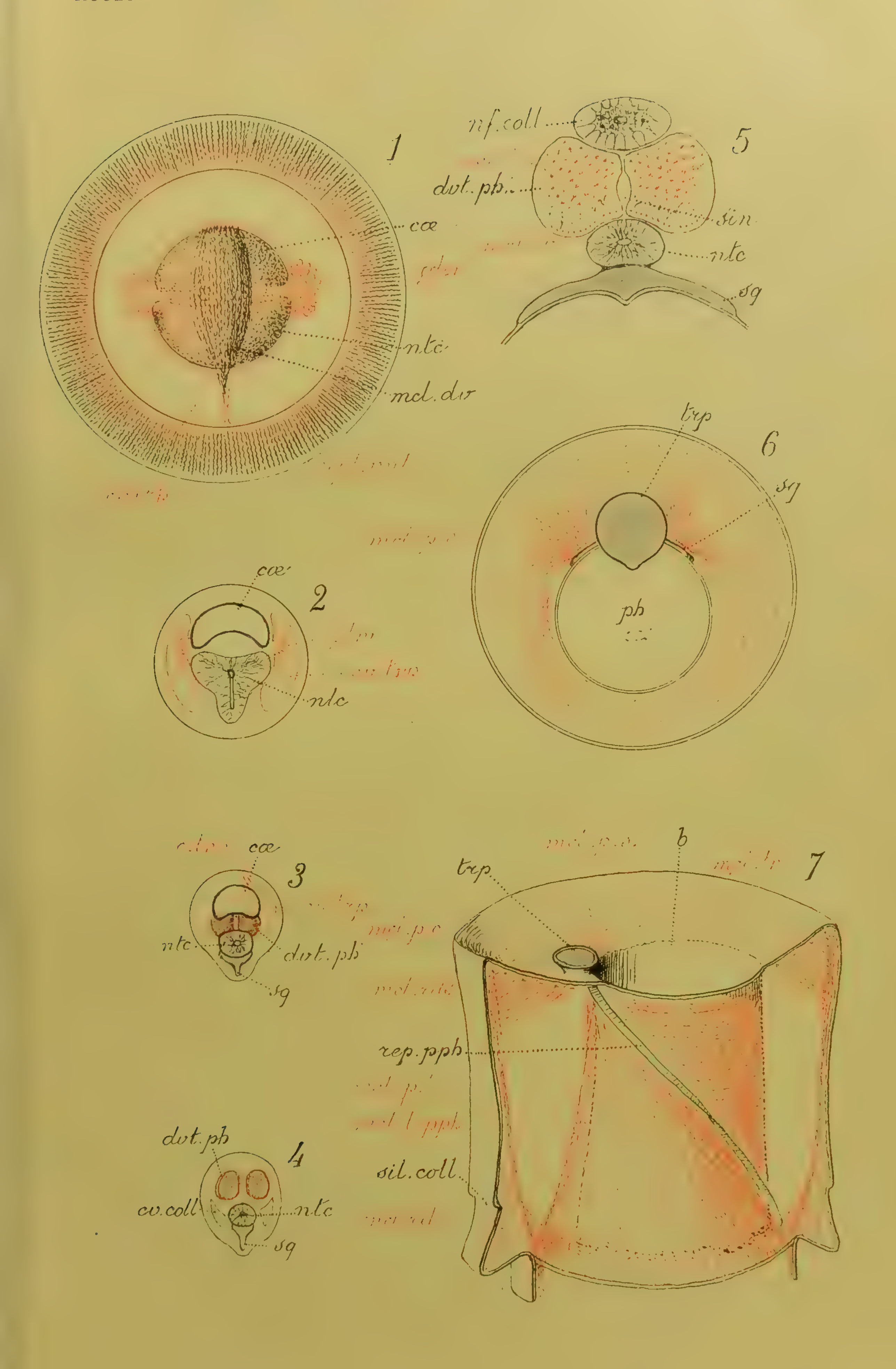
(*Balanoglossus*)

(TYPE MORPHOLOGIQUE)

(Suite).

b., bouche;
cœ., vésicule cardiaque;
cv. coll., cavité collaire;
cv. trp., cavité de la trompe;
dvt, ph., diverticulums pharyngiens;
glm., glomérule;
mcl. dv., muscles dorso-ventraux de la trompe;
mcl. l., muscles longitudinaux du diverticule périhæmal;
mcl. l. pph., muscles longitudinaux péripharyngiens;
mcl. lv., muscles longitudinaux ventraux du diverticule périhæmal;
mcl. p. c., muscles pariétaux circulaires;
mcl. p. l., muscles pariétaux longitudinaux;
mcl. p. s., muscles pariétaux supérieurs;
mcl. rd. i., muscles radiaires inférieurs;
mcl. rd. s., muscles radiaires supérieurs;
mcl. tr., muscles transverses péripharyngiens;
nf. coll., tronc nerveux collaire;
ntc., notocorde;
o. trp., orifice de la trompe;
ph., pharynx;
rep. pph., replis péripharyngiens;
sept. vnt., septum ventral;
sil. coll., sillon collaire;
sin., sinus sanguin;
sq., squelette.

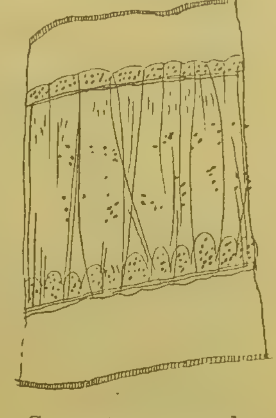
Fig. 1 à *4*. Coupes transversales successives de la trompe.
Fig. 1. Coupe passant par la cavité de la trompe au-dessus des organes (Sch.).
Fig. 2. Coupe passant au niveau du diverticule antérieur de la notocorde (Sch.).
Fig. 3. Coupe passant au-dessus du diverticule antérieur de la notocorde par l'extrémité inférieure de la vésicule cardiaque (Sch.).
Fig. 4. Coupe du pédicule de la trompe au-dessous de la vésicule cardiaque (Sch.).
Fig. 5 à *7*. Musculature du collier.
Fig. 5. Coupe transversale passant par le squelette et le cordon nerveux collaire (Sch.).
Fig. 6. Disposition des muscles pariétaux supérieurs vus de dessus (Sch.).
Fig. 7. Vue d'ensemble des muscles collaires (Sch.).
Dans cette coupe, une portion de la paroi a été enlevée pour montrer l'intérieur du collier et la trompe a été coupée à sa base.


1
cœ
ntc
mcl.dv
2
cœ
ntc
3
cœ
ntc
dvt.ph
sg
4
dvt.ph
cv.coll
ntc
sg
5
nf.coll
dvt.ph
sin
ntc
sg
6
trp
sg
ph
7
b
trp
rep.pph
sil.coll

du collier. Ces fibres sont naturellement d'autant plus longues et plus obliques qu'elles sont plus ventrales. Les plus voisines du plan sagittal, du côté dorsal et du côté ventral, franchissent la ligne médiane et s'entrecroisent avec celles du côté opposé.

Les *muscles radiaires* (*mcl. rds.* et *mcl. rd. i.*, et fig. 14) se portent de la paroi externe aux parties voisines. Ceux de la partie supérieure se portent à la paroi supérieure invaginée et maintiennent sa disposition infundibuliforme; ceux de la partie inférieure se portent à la paroi pharyngienne, les plus élevés en descendant, les plus inférieurs en montant, de manière à s'entrecroiser entre eux.

Fig. 14.



Coupe transversale dans la partie supérieure du collier chez *Ptychodera clavigera* (d'ap. Spengel).

Tissu conjonctif. — Comme dans la trompe, un tissu conjonctif abondant, mais très délicat, comble les vides de la musculature et étend en dedans d'elle son réseau délié, ne laissant tout à fait libre que la portion latérale inférieure de la cavité où fait saillie de chaque côté le canal collaire.

Cœlome collaire. — Ce cœlome a été implicitement décrit dans les descriptions précédentes. Il reste seulement à faire remarquer qu'il ne paraît point tapissé d'endothélium. Seuls les canaux collaires en sont revêtus, comme nous l'avons indiqué plus haut, tant à leur face externe, libre dans la cavité collaire, qu'à leur intérieur.

Il resterait pour achever l'étude du collier, à décrire son *cordon nerveux dorsal*, ses *vaisseaux* et ses *espaces périhæmal* et *péripharyngien*. Mais ces descriptions trouveront mieux leur place aux chapitres consacrés au système nerveux, à l'appareil circulatoire et au cœlome du tronc, dont les espaces périhæmal et péripharyngien sont des dépendances.

Le *tronc* formant la majeure partie du corps de l'animal, ne peut être décrit, comme la trompe et le collier, dans son ensemble avec les organes qu'il contient. Nous décrirons seulement sa musculature et son cœlome, puis nous envisagerons en eux-mêmes les organes qu'il renferme en tant qu'appareils appartenant à l'ensemble de l'économie.

Fig. 15.

Cellule musculaire du tronc de *Balanoglossus Kupfferi* (d'ap. Spengel).

Musculature du tronc. — La *couche circulaire* est très peu développée. Les fibres (fig. 15) sont franchement circulaires et passent sans interruption d'un côté à l'autre. En dedans d'elle, existe une *couche longi-*

---

vasculaires péripharyngiens se soudaient progressivement de bas en haut, pour constituer la portion pharyngienne du vaisseau ventral : elles forment au-dessus du collier transversal péripharyngien un anneau musculaire péribuccal disposé comme un sphincter pour cet orifice. Ce ne sont là, en somme, que des variations secondaires dépendant d'une première modification qui, elle-même, n'a rien d'essentiel.

tudinale, beaucoup plus développée, formée de fibres qui vont d'un point de la paroi à un autre situé sur la même ligne verticale. Ces fibres s'insèrent aux deux bouts sur la limitante sous-épidermique, après avoir traversé la couche circulaire quand celle-ci existe. Elle ne forme pas une couche continue, étant interrompue le long des lignes médianes dorsale et ventrale et, dans la région branchio-génitale, le long d'une ligne correspondant à la série des pores génitaux et que l'on appelle la *ligne sub-médiane*. Il en résulte que les muscles longitudinaux forment là quatre larges bandes, deux dorsales et deux latéro-ventrales (fig. 16, *mcl. l.*) (1).

Fig. 16.

Coupe transversale de la région branchio-génitale de *Ptychodera clavigera* (d'ap. Spengel).

ai., ailes dorsales; **gtx.**, glandes génitales; **lngt.**, languette branchiale; **mcl. l.**, muscles longitudinaux; **mcl. r.**, muscles radiaires; **nf. d.**, nerf dorsal; **nf. v.**, nerf ventral; **o. br.**, orifice branchial externe; **œs.**, œsophage; **o. gtx.**, orifice génital; **sac br.**, sac branchial.

Cette ligne sub-médiane coïncide dans la région branchiale avec le sillon branchio-génital (sauf chez *Ptychodera* où elle est un peu en dehors de ce sillon) où s'ouvrent les orifices branchiaux en dedans et les pores génitaux en dehors. Dans la région génitale, elle suit la série des pores génitaux principaux; dans la région stomacale, elle passe en dehors des diverticules hépatiques ou des régions non boursouflées qui leur correspondent. Elle a, surtout dans son trajet supérieur, une tendance à se déprimer en sillon.

Il existe, en outre, une *musculature radiaire* (*mcl. r.*) formée de minces faisceaux qui se portent isolément de la paroi du corps au tube digestif ou à ses mésentères. Ces faisceaux s'insèrent comme les autres sur les limitantes des organes où ils s'attachent. Ils sont assez serrés sur les parties dorsale et ventrale, pour

(1) Cette disposition de la musculature peut être considérée comme normale et primitive. Elle n'est cependant pas la plus habituelle : on ne la rencontre que chez *Ptychodera*. Dans les trois autres genres, la couche circulaire externe manque; mais il existe, en dedans de la longitudinale, une *couche pseudo-circulaire* formée de fibres qui s'insèrent aux mésentères dorsal et ventral, mais ne les traversent pas et restent confinées dans la moitié du corps où elles sont.

Chez *Glandiceps*, les fibres partent, de chaque côté, de la limitante des mésentères dorsal et ventral et se portent circulairement sur la paroi du corps, à la face interne de la muscula-

encombrer la cavité générale d'une sorte de parenchyme et ne laissent entièrement libre que la partie moyenne de celle-ci (¹).

Cœlome du tronc. — La cavité générale résulte comme celle du collier de deux vésicules cœlomiques complètement distinctes. Il doit donc, ici aussi, exister un double mésentère dorsal et ventral résultant de l'adossement des deux vésicules en avant et en arrière du tube digestif. Ces deux mésentères existent, en effet, le ventral entièrement continu, le dorsal plus ou moins incomplet. A l'extrémité supérieure du tronc, de l'adossement des vésicules cœlomiques du tronc à celle du collier, résulte un *diaphragme* complet qui sépare les cavités cœlomiques de ces deux régions du corps (²).

---

ture longitudinale. Là, les unes s'arrêtant après un trajet incomplet, traversent la musculature circulaire et s'insèrent à la limitante sous-épidermique à diverses hauteurs, tandis que les autres suivent tout le demi-contour du corps et s'insèrent aux limitantes des deux mésentères.

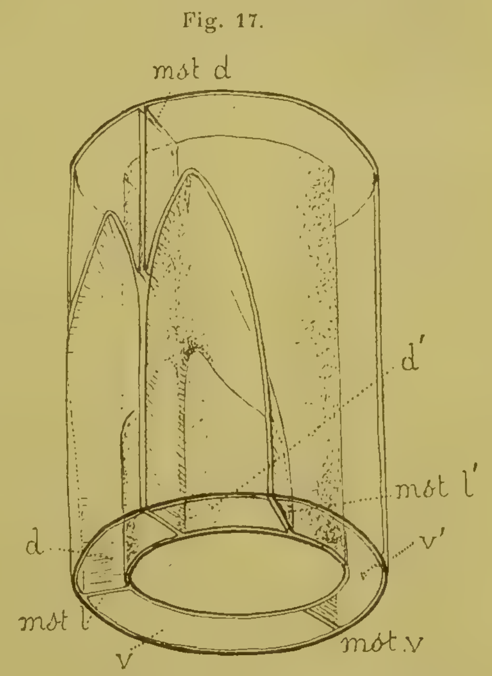
Chez *Schizocardium*, la disposition est à peu près semblable, mais les fibres incomplètes allant du mésentère à la paroi du corps manquent du côté dorsal, et les fibres demi-circulaires qui vont d'un mésentère à l'autre s'appliquent à la paroi branchio-digestive au lieu de suivre la paroi du corps : parties de l'insertion pariétale du mésentère dorsal, elles aboutissent à l'insertion viscérale du mésentère ventral.

Chez *Balanoglossus*, la musculeuse pseudocirculaire manque complètement.

(¹) Chez *Ptychodera* (fig. 16), les appendices aliformes dorsaux sont garnis de faisceaux musculaires de ce genre qui se portent de l'une à l'autre de leurs parois et servent à les maintenir à l'état de replis permanents.

(²) Chez *Ptychodera*, il existe en outre deux mésentères accessoires latéro-dorsaux (fig. 17, *mst. l.*) qui s'étendent dans la région branchio-génitale et dans la partie supérieure de la région hépatique. Dorsalement, ces deux mésentères s'insèrent à la paroi du corps, à quelque distance en dehors du mésentère dorsal, juste sous la ligne sub-médiane; ventralement, ils se fixent dans la plus grande partie de leur trajet à la paroi du tube digestif, déterminant deux compartiments cœlomiques latéro-dorsaux qui s'ouvrent en bas dans les grands compartiments correspondants de la cavité générale, tandis qu'en haut ils s'effilent et se terminent en cul-de-sac de la manière que nous allons indiquer. En arrivant à la région branchiale, en effet, l'insertion viscérale de ces mésentères se rapproche de la ligne médiane, atteint le mésentère dorsal, puis remonte sur ce mésentère et enfin atteint la paroi dorsale sur laquelle elle continue à se déplacer dans le même sens en se rapprochant de plus en plus de l'insertion pariétale qui n'a point changé de place. Enfin, elle finit par atteindre cette dernière et réduire ainsi à néant la cavité des diverticules cœlomatiques compris entre elles. Chaque diverticule va donc en diminuant progressivement de volume de bas en haut jusqu'à se terminer en pointe close; d'abord de forme quadrilatère, il a pour limites

Fig. 17.



Ptychodera. Disposition des mésentères latéraux (Sch.).

d., diverticule dorsal de la cavité générale du côté gauche; **d'.**, diverticule dorsal de la cavité générale du côté droit; **mst. d.**, mésentère dorsal; **mst. l.**, mésentère latéral gauche; **mst. l'.**, mésentère latéral droit; **mst. v.**, mésentère ventral; **v.**, cavité générale ventrale gauche; **v'.**, cavité générale ventrale droite.

Les parois du cœlome du tronc sont tapissées d'une couche endothéliale continue, bien reconnaissable sur le tube digestif et sur les mésentères. Sur la paroi du corps, il semble bien qu'il en existe une semblable, mais son existence et, surtout sa continuité, sont moins certaines. A l'intérieur, la cavité générale du tronc est remplie d'un liquide coagulable où flottent des amœbocytes (fig. 18), tantôt isolés, tantôt réunis par petites masses.

Fig. 18.



Cellules lymphathiques de la cavité du tronc de *Ptychodera minuta* (d'ap. Spengel).

Quand il se trouve dans la cavité générale un corps étranger, un parasite (fig. 19) (Distome, Diatomée), les amœbocytes l'entourent, mais ils ne semblent pas exercer sur lui une action phagocytaire [1].

Fig. 19.



Coupe à travers un jeune Distome entouré de cellules lymphatiques chez *Balanoglossus Kupffer* (d'ap. Spengel).

---

la paroi du corps en arrière, le tube digestif en avant, le mésentère dorsal en dedans et sa propre paroi en dehors; puis il devient triangulaire, ayant cessé de confiner à la paroi digestive; enfin il prend la forme d'un simple dédoublement de la paroi dorsale et laisse les grands compartiments du cœlome s'étendre de nouveau jusqu'au mésentère dorsal. On ne sait rien de leurs usages ni de leur signification morphologique.

[1] Dans le liquide flottent aussi des corps particuliers (fig. 20) que l'on rencontre aussi dans le cœlome du collier et de la trompe et dans la vésicule cardiaque, et qui sont formés d'une masse de cellules polyédriques par pression, entourées d'un follicule à cellules plates. Leur nombre est parfois très grand; ils mesurent 30 à 40 μ de diamètre et leurs cellules 15 μ; leur forme est arrondie, ovoïde ou plus ou moins irrégulière; on les trouve souvent accolés aux parois et, en raison de ce fait, KOVALEVSKY les avait considérés comme des glandes. Peut-être sont-ce des parasites. Cependant les amœbocytes ne s'accolent jamais à eux.

Fig. 20.

Masse cellulaire (parasite?) de la cavité générale de *Ptychodera minuta* (d'ap. Spengel).

Il existe dans la cavité générale de *B. Kupfferi* un singulier organe (fig. 21, *ly.*) qui se présente sous la forme d'un petit cumulus épithélial situé de chaque côté sur le diaphragme tronco-collaire et faisant saillie à la fois dans le cœlome collaire et dans celui du tronc. Ces organes sont formés de chaque côté de deux petits gâteaux cellulaires en forme de calotte sphérique, séparés par le diaphragme avec ses muscles, sa limitante et son réseau lacunaire sanguin, et se correspondant exactement sur

Fig. 21.

Organe du diaphragme de *Balanoglossus Kupfferi* (d'ap. Spengel).

ly., cœur lymphathique; **can. coll.**, canal collaire.

La cavité cœlomatique du tronc serait bien simple si elle se réduisait à ce que nous venons de décrire. Mais elle se complique par la présence de deux paires de diverticules qu'elle envoie dans la trompe : ce sont les *diverticules péripharyngiens* et *périhæmaux*, assez difficiles à bien comprendre et pour lesquels il est nécessaire d'entrer dans quelques explications.

Diverticules péripharyngiens et périhæmaux. — Supposons un instant le cœlome revenu chez l'adulte en l'état où il était chez la larve et formé, pour le collier et le corps, de deux paires de vésicules épithéliales, interposées à la paroi du corps et au tube digestif et s'adossant sur le plan médian pour former les mésentères dorsal et ventral. Supposons aussi pour nous rapprocher le plus possible de la réalité, sans abandonner notre schématisation, que les mésentères dorsal et ventral du collier se sont détruits à leur partie supérieure, laissant les lignes médianes du pharynx simplement tapissées par le feuillet viscéral du péritoine collaire [1].

Dans l'épaisseur du mésentère dorsal du tronc se trouve contenu un tronc vasculaire important, le *vaisseau dorsal* (**2**, *fig. 2*, *v. drs.*), qui monte vers la tête pour aller se jeter dans le sinus sanguin de la trompe. En arrivant au collier, ce vaisseau passe d'abord dans le reste du mésentère dorsal collaire, puis, au point où celui-ci cesse, se glisse entre la paroi épithéliale du pharynx et le feuillet péritonéal qui la recouvre, pour arriver ainsi à la trompe où il pénètre par son pédicule intra-collaire. Supposons maintenant que les deux vésicules cœlomatiques du tronc envoient chacune un long et étroit diverticule en doigt de gant (*dvt. ph.*, et fig. 22) qui prend naissance au point même où le vaisseau dorsal perce le diaphragme tronco-collaire et accompagne ce vaisseau jusque dans le pédicule de la trompe. Nous aurons ainsi dans le collier, sous son feuillet cœlomique péripharyngien, une paire de diverticules cœlomiques du tronc, satellites du vaisseau dorsal : ce seront les *diverticules périhæmaux*.

Cependant, chez l'adulte, on ne trouve rien de pareil. Il n'y a point de diverticules épithéliaux. On trouve seulement, de part et d'autre de la portion collaire du vaisseau dorsal, un espace libre, fort restreint par le fait qu'il est presque entièrement comblé par des muscles qui accompagnent ce vaisseau (**3**, *fig. 5*, *dvt. ph.*).

Malgré l'absence de diverticule épithélial bien net, en continuité

---

les deux faces du diaphragme. Leurs cellules sont hautes, cylindriques, et il en part des filaments d'une substance muqueuse qui se répandent dans diverses directions, et sur lesquels circulent des amœbocytes détachés évidemment du gâteau épithélial et doués de fonctions phagocytaires. S'il existe un parasite dans la cavité générale, il est toujours entouré par eux. [Malgré des différences sur lesquelles il n'est pas besoin d'insister, on ne peut s'empêcher de comparer ce singulier organe à une Labyrinthulée.]

[1] Dans ces explications, il est fait abstraction du cordon nerveux qui ne pourra être utilement décrit qu'à l'occasion du système nerveux considéré dans son ensemble.

avec le cœlome du tronc, on serait fondé à interpréter cette formation comme un prolongement du cœlome du tronc dans le collier si l'étroit espace dont nous venons de parler communiquait nettement à sa base avec le cœlome du tronc, vu que l'épithélium a pu disparaître ici comme en tant d'autres points en donnant naissance aux muscles. Il est probable que cette communication a lieu, mais Spengel qui a découvert ces dispositions ne dit rien de précis à cet égard. C'est sur la présence et la situation des muscles satellites du vaisseau dorsal qu'il se fonde pour admettre ces diverticules. En effet, supprimons par la pensée le diverticule périhæmal : dès lors le vaisseau dorsal doit se trouver dans l'épaisseur de la limitante intermédiaire à l'épithélium cœlomique collaire transformé en muscles et à l'épithélium pharyngien, et l'on ne peut trouver de muscles qu'en dehors de la limitante, du côté du cœlome collaire, puisque ces muscles proviennent de l'épithélium cœlomatique collaire extérieur à sa limitante. Or, les muscles satellites du vaisseau sont situés sous cette limitante. On trouve, en allant du vaisseau vers la cavité collaire : le sang, une limitante, les muscles satellites du vaisseau, un étroit espace libre, une limitante, les muscles internes du cœlome collaire et enfin la cavité collaire. Cela autorise à admettre l'interprétation de Spengel et avec d'autant plus de confiance que ces muscles satellites se continuent en bas, comme nous allons le voir avec la musculature du tronc.

Il est parfaitement inutile de reprendre cette série de raisonnements pour montrer de même que les muscles péripharyngiens, dont nous allons parler et qui sont situés sous la limitante des muscles internes du cœlome collaire, ont une origine semblable au moyen d'une paire de *diverticules péripharyngiens*.

Cela bien compris, décrivons en elle-même cette musculature périhæmale et pérypharyngienne complémentaire de celle du collier.

La *musculature périhæmale* consiste surtout en une paire de rubans musculaires situés à la face dorsale des diverticules périhæmaux et qui sont en bas en continuité avec la musculature dorsale longitudinale du tronc. A la face opposée de ces diverticules se trouvent d'autres muscles moins développés et dont la direction varie suivant les genres (1). Enfin, il existe des fibres dorso-ventrales qui traversent ces espaces dans la direction qu'indique leur nom.

La *musculature péripharyngienne* occupe, comme les diverticules dont elle dérive (fig. 22, *dvt. pph.*), un espace péripharyngien de forme triangulaire (5, *dvt. pph.*) limité d'un côté par le diverticule périhæmal correspondant, de l'autre par le repli arciforme qui contient les racines du vaisseau ventral, tandis que le troisième côté curviligne et antéro-postérieur confine au diaphragme tronco-collaire et correspond à

(1) Ils sont longitudinaux chez *Ptychodera*, transversaux chez *Schizocardium* et *Glandiceps*, nuls chez *Balanoglossus*.

l'ouverture du diverticule dans la cavité du tronc. Elle est formée de fibres transversales qui s'étendent du repli arciforme au diverticule périhæmal en suivant la courbure du pharynx. Ce plan musculaire ne revêt qu'une partie des parois pharyngiennes, mais il est complété en avant par les muscles pharyngiens transverses (**3**, *fig.* 7, *mcl. tr.*) dépendant du cœlome collaire, qui s'étendent précisément d'un repli arciforme à l'autre à la face ventrale du pharynx, et dorsalement par les muscles du plancher péripharyngien. Chez *Schizocardium* où ces derniers sont précisément transversaux, on voit que l'ensemble de ces trois ordres de muscles forme une musculature circulaire péripharyngienne complète (¹).

Fig. 22.

Coupe verticale dans la région du sillon tronco-collaire de *Ptychodera minuta* (d'ap. Spengel).

cav. coll., cavité générale du collier ; **cav. trc.**, cavité générale du corps ; **dph.**, diaphragme tronco-collaire ; **dvt. pph.**, diverticule péripharyngien ; **ep.**, paroi du collier ; **ph.**, paroi du pharynx.

Appareil digestif. — Le tube digestif s'étend comme un simple canal rectiligne de la bouche à l'anus. On peut néanmoins distinguer en lui plusieurs régions : la bouche, le pharynx, l'œsophage, l'estomac et l'intestin, ce dernier dégénérant peu à peu en rectum pour aboutir à l'anus. L'œsophage (**4**, *fig. 1*) est composé de deux parties très distinctes, une inférieure (*œs'.*) qui ne présente rien de particulier et une supérieure (*œs.*) où sont les branchies. Nous ferons ici abstraction de cette dernière pour la décrire spécialement à propos de l'appareil respiratoire.

Dans son ensemble, le tube digestif peut être considéré comme formé d'une simple couche épithéliale ciliée, doublée d'une limitante. La musculature propre est partout insignifiante ou nulle ; mais nous avons vu, en décrivant le collier et la paroi du tronc, que des muscles cœlomiques plus développés lui sont adjoints en divers endroits.

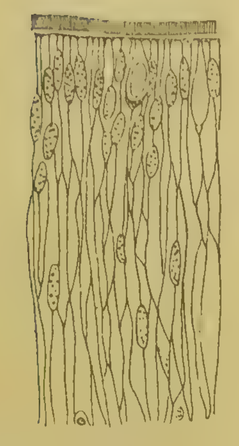
Bouche (*b.*). — La bouche est un large orifice sans limites bien précises qui occupe le fond de l'infundibulum collaire. Elle ne possède aucune armature. Son épithélium est intermédiaire à celui de la peau et à celui du pharynx.

Pharynx (*ph.*). — Large et court, cylindrique, il présente vers le haut

(¹) C'est chez *Schizocardium* seul que les diverticules péripharyngiens existent tels que nous venons de les décrire. Chez *Glandiceps* et *Balanoglossus* (sauf *B. Kowalevskyi*), ils manquent et le feuillet viscéral du cœlome collaire entoure directement le pharynx. Chez *Ptychodera*, où les replis arciformes sont situés transversalement tout à fait en haut autour de la bouche et se réunissent au bord antérieur de celle-ci, les diverticules péripharyngiens envahissent l'espace laissé libre par le recul des replis arciformes et s'avancent tout autour jusqu'au rebord buccal, séparés l'un de l'autre seulement sur les lignes médianes, ventralement par le vaisseau ventral, dorsalement par les diverticules périhæmaux. Par suite, leur musculature enveloppe tout le pharynx, interrompue seulement sur les lignes ventrales et dorsales aux mêmes limites.

de sa face dorsale l'orifice d'entrée du *diverticule pharyngien* ou *notocorde*. Nous avons vu que ses parois sont soutenues en arrière et sur les côtés par les *crura* du squelette de la trompe. Son épithélium (fig. 23) est formé de longues cellules qui présentent, quoique à un degré un peu moindre, cette différenciation vacuolaire qui donne au diverticule une structure que l'on a comparée à celle de la notocorde des Vertébrés. Ses longues cellules filiformes présentent, en effet, chacune une grande vacuole située à un niveau différent des voisines, en sorte que l'ensemble a l'air vacuolaire dans toute son épaisseur. Entre ces cellules s'en trouvent de glandulaires, piriformes, beaucoup plus courtes, qui sécrètent du mucus. Cette région est garnie de cils courts et denses.

Fig. 23.

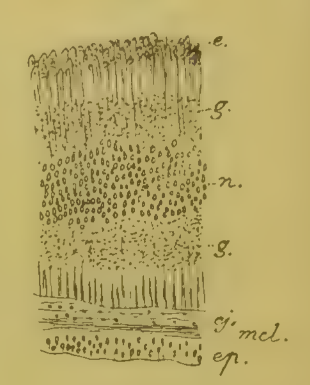


Epithélium pharyngien de *Ptychodera minuta* (d'ap. Spengel).

Œsophage (**4**, *fig. 1*, **œs.** et **œs'.**). — La région œsophagienne post-branchiale est un simple tube conducteur sans différenciations particulières. Il a un revêtement de cils peu développés.

Estomac (**est.**). *Foie* (**dvt. hep.**, et fig. 24, 25). — Cette région appelée aussi hépatique, en raison de sa structure, se distingue toujours extérieurement par sa coloration jaune ou verdâtre. Elle est un peu plus large que le reste du canal et garnie de cils plus longs et plus actifs. Elle est le siège d'une différenciation hépatique, localisée à sa face dorsale et qui, chez les divers Entéropneustes, est poussée plus ou moins loin. Chez *Balanoglossus* et *Glandiceps*, la paroi dorsale se montre seulement tapissée, à droite et à gauche de la ligne médiane, de cellules plus grandes, plus richement ciliées et garnies de granulations verdâtres qui témoignent de leurs propriétés excrétrices. Chez *Schizocardium* (fig. 25), ces régions hépatiques se développent en deux séries de larges diverticules, régulièrement alignées et faisant une forte saillie à la face dorsale du corps. Ces diverticules sont assez épais dans le sens vertical, mais

Fig. 24.



Coupe d'un diverticule hépathique de *Ptychodera sarniensis* (d'ap. Kœhler).

cj., tissu conjonctif; **e.**, extrémités renflées des cellules hépatiques; **ep.**, épithélium; **g.**, granulations vertes; **mcl.**, muscles; **n.**, noyaux.

Fig. 25.

Portion du foie de *Schizocardium brasiliense* vue du côté dorsal (d'ap. Spengel).

HEMICHORDIA

(*Balanoglossus*)

(TYPE MORPHOLOGIQUE)

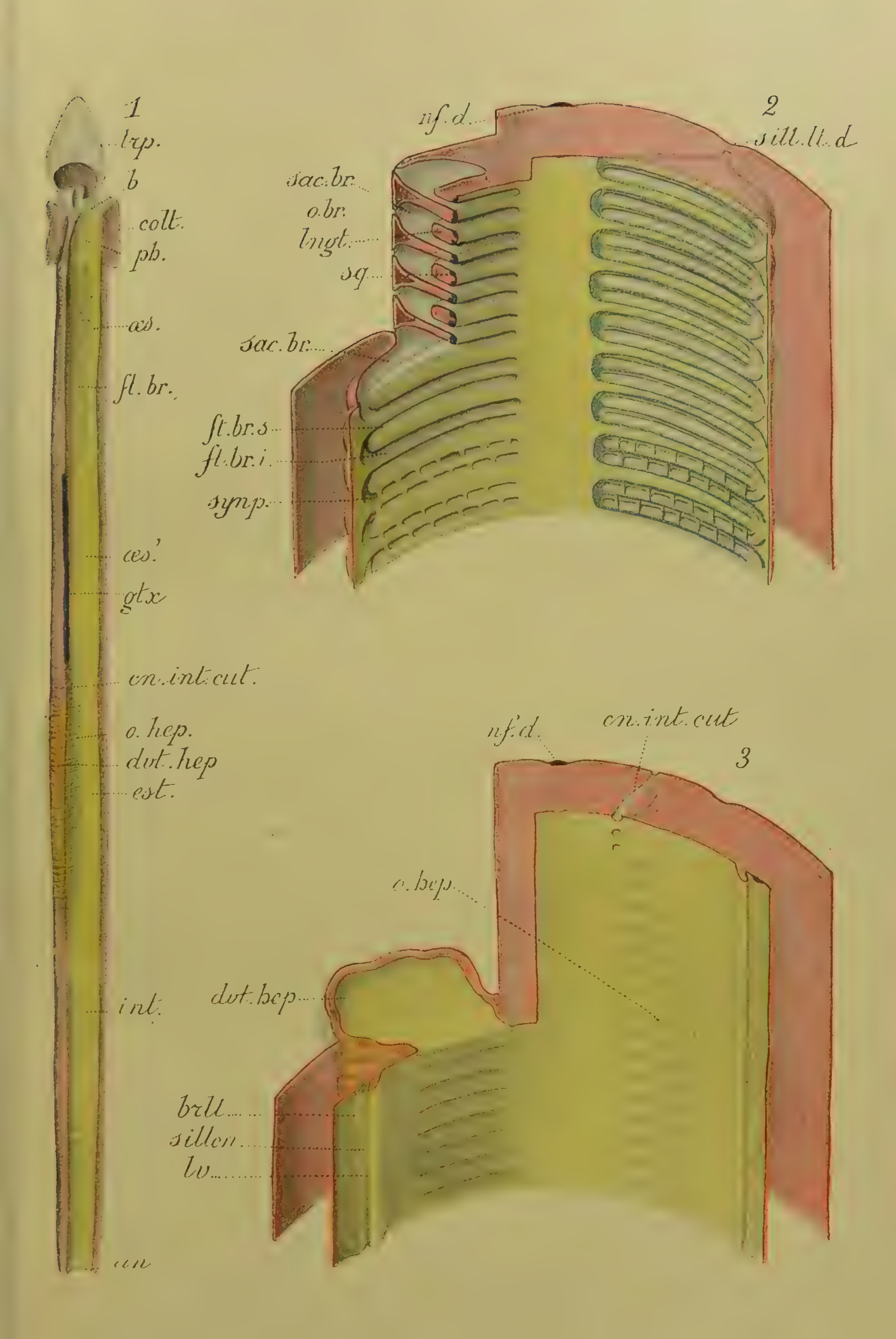
(*Suite*).

an., anus;
b., bouche;
brlt., bourrelet du sillon intestinal;
cn. int. cut., canaux intestino-cutanés.
coll., collier;
dvt. hep., diverticules hépatiques;
est., estomac;
ft. br., fentes branchiales;
ft. br. i., orifice inférieur des fentes branchiales;
ft. br. s., orifice supérieur des fentes branchiales;
gtx., glandes génitales;
int., intestin;
lngt., languette des sacs branchiaux.
lv., lèvre du sillon intestinal.
nf. d., nerf dorsal;
o. br., orifices branchiaux externes;
œs., région branchiale de l'œsophage;
œs'., région génitale de l'œsophage;
o. hep., orifices des cœcums hépatiques dans l'intestin;
ph., pharynx;
sac. br., sacs branchiaux;
sill. lt. d., sillon latéro-dorsal;
sq., squelette des sacs branchiaux;
synp., synapticules;
trp., trompe.

Fig. 1. Coupe sagittale (Sch.).
Dans cette coupe les mésentères n'ont pas été figurés ponr permettre de voir les organes placés derrière.

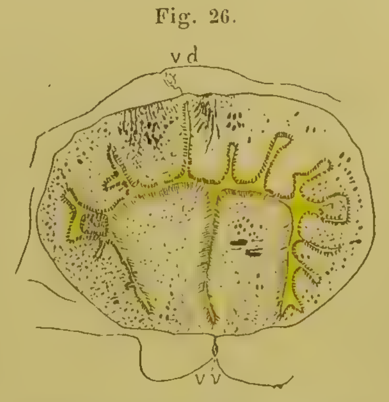
Fig. 2. Région branchiale. Aspect d'une portion de la face dorsale vue par la face œsophagienne (Sch).
Sur un des côtés de la figure, une coupe en escalier montre la disposition interne de la branchie; de l'autre côté, le squelette supposé vu par transparence, est figuré en bleu. En bas de la figure ont été représentées des fentes branchiales pourvues de synapticules.

Fig. 3. Région hépatique. Aspect d'une portion de la paroi dorsale de l'estomac dans la partie supérieure (Sch.).
D'un côté une coupe en escalier montre l'intérieur d'un diverticule hépatique.


1
trp.
b
coll.
ph.
œs.
fl. br.
œs.'
gtx
cn. int. cut.
o. hep.
dct. hep
est.
int.
an
2
nf. d.
sill. lt. d
sac. br.
o. br.
lngt.
sq.
sac. br.
fl. br. s.
fl. br. i.
synp.
3
nf. d.
cn. int. cut
o. hep.
dct. hep.
brll
sillon
lv

surtout développés transversalement; leur embouchure dans l'estomac a la forme d'une longue fente mince dont les bords amincis font saillie dans la cavité et forment des sortes de valvules rudimentaires, en sorte que les aliments n'y pénètrent point. Chez *Ptychodera*, la disposition fondamentale est la même et les orifices de communication avec l'estomac forment également deux séries régulières symétriques, mais les diverticules sont plus longs et, pour se faire place les uns aux autres et se mieux tasser, se déjettent les uns en dedans, les autres en dehors, en sorte qu'extérieurement, ils semblent former de chaque côté plusieurs séries alternes et irrégulières, dans lesquelles cependant les plus grands culs-de-sac sont en dedans et les plus petits en dehors. Aux limites supérieure et inférieure de la région, les diverticules deviennent de plus en plus petits, et il se pourrait que ce soit là pour eux un lieu de formation.

Fig. 26.



Coupe transversale de l'intestin dans la région génitale de *Schizocardium brasiliense* (d'ap. Spengel).
v. d., vaisseau dorsal; **v. v.**, vaisseau ventral.

Intestin (**4**, *fig. 1*, *int.*, et fig. 26). — Dans l'intestin, la structure redevient la même que dans l'œsophage, sauf une tendance à la multiplication de la surface se manifestant, soit par quelques légères sinuosités de l'ensemble du tube (*Balanoglossus*), soit par des replis ou dépressions de la surface, mais toujours peu développés (*Ptychodera*). En se rapprochant de l'anus, vers ce que l'on pourrait appeler le *rectum*, ces faibles différenciations disparaissent, et là le canal, rectiligne et de plus en plus étroit, aboutit à l'*anus* (*an.*) naturel, parfois muni d'un sphincter, plus souvent à un orifice artificiel, à la suite des ruptures si faciles de la queue. La musculature intestinale est insignifiante ou nulle.

Canaux intestino-cutanés (**4**, *fig. 1*, *cn. int. cut.*). — Dans la portion du tube digestif intermédiaire à la région branchiale et au foie, on observe assez fréquemment une particularité curieuse dont la signification physiologique aussi bien que morphologique reste inconnue. C'est une communication directe entre la cavité digestive et l'extérieur au moyen de petits canaux qui ne sont nullement des perforations accidentelles, vu qu'un épithélium très net les tapisse dans toute leur longueur.

Dans les formes les plus élevées des Entéropneustes, chez le *Ptychodera*, il n'en existe point; mais on les rencontre chez les trois autres genres, quoique peut-être pas chez toutes leurs espèces. Ces canaux forment deux catégories distinctes: les uns sont *pairs*, symétriques, situés dans la portion la plus élevée de l'estomac en un lieu qui, par son diamètre plus grand, appartient nettement à l'estomac, mais qui ne présente pas encore la différenciation hépatique; les autres sont *impairs*,

asymétriques, situés soit d'un côté, soit de l'autre, dans la région œsophagienne intermédiaire à la branchie et à l'estomac.

Les *canaux symétriques* sont plus répandus que les autres : ils peuvent exister seuls, tandis que les asymétriques ne se présentent jamais sans que les symétriques existent également. Ils sont toujours placés à la face dorsale, entre les lignes médiane et submédiane et traversent par conséquent la musculature longitudinale. Leur nombre varie avec les espèces : *Sch. brasiliense* en a une seule paire, *Gl. Hacksi* deux, *B. Kovalevskyi* quatre à six. Ils sont tapissés de hautes cellules épithéliales ciliées, ont souvent un sphincter à leur orifice cutané et peuvent même présenter, à leur embouchure dans l'intestin, un petit anneau squelettique dépendant de leur limitante sous-épithéliale.

Les *canaux asymétriques* ou impairs peuvent quelquefois être pairs et symétriques, mais cela ne constitue sans doute pas une altération de leur caractère essentiel car, pouvant exister d'un côté ou de l'autre, il suffit qu'un du côté droit tombe en face d'un du côté gauche pour déterminer une symétrie locale secondaire. C'est ce qui arrive chez *Sch. brasiliense* qui en a 29, 16 d'un côté et 13 de l'autre dont 7 formant la paire avec ceux du côté opposé. Chez *Gl. Hacksi*, il y en a 9, tous impairs, le plus élevé à droite, les autres à gauche. Chez les *Gl. Talaboti*, dont on ne connaît que la partie supérieure du corps jusqu'à la région génitale inclusivement, on en a trouvé 9 groupes impairs et irrégulièrement distribués qui s'ouvrent indépendamment dans l'œsophage tandis que, vers l'extérieur, tous ceux d'un même groupe débouchent dans une petite cavité atriale commune, située à moitié dans le cœlome, à moitié dans l'épaisseur de la paroi du corps, et qui semble communiquer par un seul canal avec le dehors. L'épithélium qui tapisse ces cavités ampulliformes est riche en cellules glandulaires. La structure de ces canaux est la même que celle des canaux pairs [1].

Fig. 27.

nd

mcl

v.d

s

int

Coupe transversale de *Glandiceps Hacksi* au niveau du siphon intestinal (d'ap. Spengel).

int., intestin; **mcl.**, muscles; **nd.**, nerf dorsal; **s.**, siphon intestinal; **v. d.**, vaisseau dorsal.

Appareil respiratoire. — Le système branchial des Entéropneustes présente une structure passablement compliquée; mais, comme toujours, cette complication n'est atteinte que par degrés dans l'ontogénèse et dans la phylogénie, et il nous semble avantageux de suivre ces étages dans notre description.

---

(1) *Siphon* (fig. 27). — Chez *Gl. Hacksi* existe un curieux organe qui rappelle, sauf la position qui est ici dorsale, le *siphon* des Echinodermes et des Géphyriens. C'est un canal superposé au tube digestif et communiquant avec lui à ses deux extrémités, mais complètement indépendant dans sa partie moyenne. Il mesure en diamètre un peu plus du dixième et en longueur un peu plus de la moitié (soit 6^{mm}) des dimensions correspondantes de l'estomac dans lequel il se jette à ses deux extrémités, en

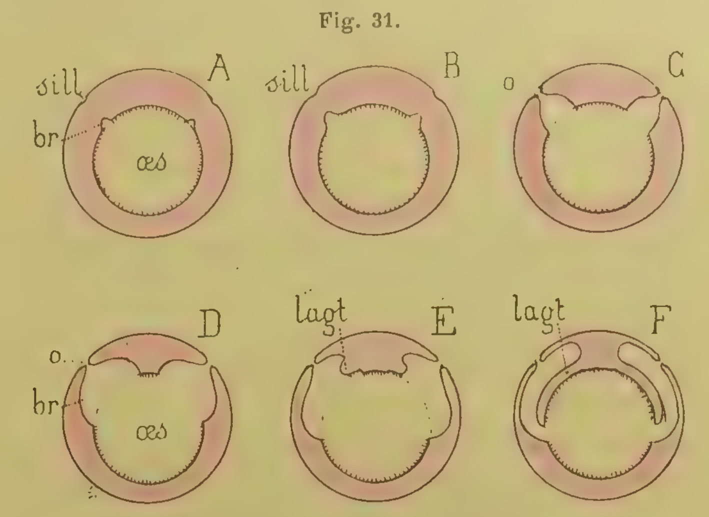
Si, dans l'un quelconque des quatre genres, on examine l'extrémité inférieure de la région branchiale (fig. 30), on trouve là, symétrique-

Fig. 30.



Région inférieure de la branchie droite de *Ptychodera minuta* vue du côté de l'intestin (d'ap. Spengel).

Fig. 31.



Développement des sacs branchiaux (Sch.).

A, commencement de l'invagination du sac branchial (*br.*);
B, le phénomène indiqué en A s'accentue;
C, le sac branchial s'est mis en rapport avec la paroi externe, et un orifice (*o.*) situé au fond du sillon branchial le fait communiquer avec l'extérieur;
D, le sac branchial s'étend en largeur;
E, une invagination (*lagt.*) se creuse sur la paroi dorsale du sac branchial pour former la languette;
F, la languette (*lagt.*) est complètement formée.

br., sac branchial; **lagt.**, languette; **o.**, orifice externe du sac branchial; **œs.**, œsophage; **sill.**, sillon branchial.

ment à droite et à gauche, des branchies en voie de formation dont les plus jeunes se présentent sous l'aspect d'une invagination en doigt de gant (fig. 31 A, *br.*), procédant des parties latérales de

---

haut un peu au-dessus de son milieu, en bas à son union avec l'intestin. Il est tapissé d'un épithélium peu élevé et non cilié.

Sillon et bourrelet ciliés (4, *fig. 3*, et fig. 28 et 29). — Chez toutes les espèces de *Ptychodera*, on observe dans la plus grande longueur du tube digestif, depuis la partie inférieure de l'œsophage jusque vers la fin du rectum, un *sillon* (*sill.*) et un *bourrelet ciliés* (*brlt.*) formés de cellules, grandes, claires, sans granulations excrétrices et puissamment ciliées. Le bourrelet est situé au bord dorsal du sillon et le surplombe partiellement. L'un et l'autre courent verticalement sur la partie latéro-dorsale du tube digestif, entre les lignes médiane et submédiane; au niveau du foie, elle passe en dehors des diverticules hépatiques. Ils existent d'ordinaire symétriquement des deux côtés; mais chez *P. minuta* et *P. sarniensis*, on ne les trouve que du côté gauche. Fréquemment une ligne leur correspond sur l'épiderme de la face dorsale du corps, reconnaissable

Fig. 29.



Sillons et bourrelet intestinaux de *Ptychodera minuta* vers leur extrémité supérieure (d'ap. Spengel).

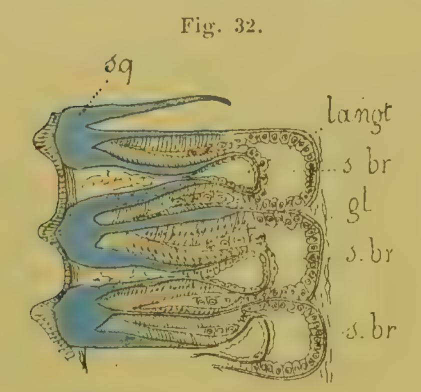
Fig. 28.



Sillon et bourrelet de l'intestin de *Ptychodera minuta* (d'ap. Spengel).
l., lèvre; **sill.**, sillon.

l'œsophage vers l'extérieur; d'abord peu profondes, elles finissent par traverser le cœlome et atteignent la paroi qui se perfore au point de soudure (C, *o.*), et l'on a ainsi un tube établissant une communication entre la cavité œsophagienne et l'extérieur. Ce tube est formé simplement de deux parois épithéliales, l'une œsophagienne, l'autre péritonéale, séparées par une limitante intermédiaire; il est, par sa partie moyenne, libre dans la cavité du cœlome. Rapidement, ce tube change de forme, et cela, dès avant même qu'il ait atteint l'extérieur : sa partie la plus externe reste tubuleuse et l'orifice de sortie reste à peu près arrondi ou devient simplement ovalaire; dans le reste de son étendue, le canal se transforme en une cavité aplatie de haut en bas et, par conséquent, très peu épaisse dans ce sens, mais très large dans toutes les directions du plan transversal (D, *br.*). Cette modification de forme s'étend à l'orifice interne qui se transforme en une longue fente transversale occupant presque toute la hauteur du pharynx, s'étendant cependant moins loin en avant que du côté dorsal. Il importe de noter que, malgré l'accroissement de sa largeur, la poche branchiale n'atteint la paroi du corps en aucun autre point que celui auquel elle se joint à elle par un étroit canal de sortie situé à sa partie latéro-dorsale : tout le reste de son pourtour externe forme un bord libre dans la cavité cœlomique.

Fig. 32.



Coupe longitudinale des sacs branchiaux parallèlement à une génératrice du tube digestif passant par les fentes branchiales internes (d'ap. Marion).
langt., languette; **gl.**, pile de cellules glandulaires; **s. br.**, orifices œsophagiens des sacs branchiaux; **sq.**, squelette.

Les deux faces supérieure et inférieure sont libres aussi dans la cavité cœlomique, primitivement du moins; mais comme les sacs branchiaux se forment dès l'abord très serrés les uns contre les autres, ces faces ne sont séparées que par une fente très étroite, diverticule du cœlome (**2**, *fig. 2*, *spt.*). Même, dans le fond de cette fente tourné vers l'œsophage et sur une largeur assez notable, les deux faces s'accolent et effacent la cavité cœlomique interposée.

Dans cette région où les deux parois sont soudées, la limitante qui, dans chacune d'elles, sépare le feuillet d'épithélium branchial du feuillet péritonéal s'épaissit et se condense en une lame squelettique (**4**, *fig. 2*, et fig. 32) par un processus semblable à celui qui donne naissance au squelette de la trompe. Il y a donc dans la cloison commune deux lames squelettiques parallèles, séparées par un

à une teinte spéciale que lui donne l'absence de cellules glandulaires à ce niveau. Mais ce caractère n'est pas constant, en sorte qu'on ne saurait y voir l'indication d'une relation physiologique. Chez les autres Entéropneustes, rien n'existe à la même place. Mais peut-être pourrait-on assimiler à cet organe un sillon cilié ventral qui existe chez *Sch. brasiliense* dans le tube intestinal et que l'on peut suivre jusqu'à l'anus, ainsi que des formations plus ou moins semblables observées chez *Gl. Hacksi* et chez *B. canadensis*.

double feuillet péritonéal, mais cette séparation est virtuelle, et, en fait, les deux lames sont soudées l'une à l'autre, sauf à leur extrémité ventrale où elles divergent légèrement.

Ainsi, au stade où nous en sommes arrivés, les branchies forment deux séries symétriques de sacs aplatis (**4**, *fig. 2*, *sac. br.*), empilés de haut en bas, s'ouvrant en dedans à la partie latéro-dorsale de l'œsophage par une longue fente courbe dorso-ventrale (*ft. br. s.* et *ft. br. i.*), communiquant avec l'extérieur par un court canal rétréci aboutissant à un pore ovalaire (*o. br.*) situé dans le sillon génito-branchial (*sill. lt. d.*), terminés (sauf ce canal) par un bord externe courbe libre dans le cœlome, soudés enfin l'un à l'autre par leurs faces contiguës, dans la moitié interne de celles-ci, en une cloison commune dans laquelle se développe une double lame squelettique, tandis que dans leur moitié externe ces faces sont libres, séparées par un étroit espace fissiforme tapissé d'épithélium péritonéal et dans lequel le cœlome ambiant a accès.

Dans aucun des quatres genres, les choses ne restent à cet état de simplicité. Dès les premiers stades de l'évolution du sac branchial, il se forme à la partie dorsale de ce sac un profond refoulement du cœlome ou plutôt, si l'on considère les choses par rapport à la cavité branchiale, une invagination (fig. 31 E, *lagt.*) qui détermine dans cette cavité une cloison parallèle à ses faces et située à égale distance d'elles (F, *lagt.*). Cette cloison a la forme d'un triangle curviligne. Elle a un bord dorsal convexe, adhérent, inséré à la paroi dorsale de la cavité branchiale et s'étendant depuis l'extrémité dorsale de la fente de communication entre la branchie et l'œsophage, jusqu'à une certaine distance du pore de sortie qu'il n'atteint pas; un autre bord, interne et concave, fait partie de la paroi œsophagienne et, n'atteignant pas le bord ventral de l'orifice œsophagien de la branchie, divise cet orifice en forme d'O allongé et le transforme en un **U** long et étroit (**4**, *fig. 2*, *ft. br. s.* et *ft. br. i.*); enfin, le troisième bord est externe et rejoint par une courbe fortement convexe les extrémités des deux autres; il s'avance sensiblement moins loin en dehors que le bord externe des sacs branchiaux. On appelle *languettes* (*lngt.*) ces cloisons intrabranchiales et *septa* celles qui séparent les branchies les unes des autres.

Au point de vue de la structure, ces languettes sont, comme les sacs branchiaux, des diverticules sacciformes, mais des diverticules cœlomiques et non œsophagiens. Au niveau de leur bord dorsal, leurs parois se détournent, la supérieure en haut, l'inférieure en bas, pour faire partie du bord dorsal de chaque demi-branchie, tandis qu'entre ces bords règne une fente, nullement virtuelle, qui conduit du cœlome dans leur cavité tapissée d'épithélium péritonéal. Ainsi, chaque languette comprend une cavité cœlomique intérieure et deux parois formées chacune de deux lames, l'une d'épithélium cœlomique, l'autre d'épithélium branchial, adossées, mais séparées par l'inévitable limitante intermédiaire. Ici, comme dans les septa, cette limitante forme une lame sque-

lettique, et les deux lames squelettiques d'une même languette restent séparées par un espace réel notable au lieu d'être accolées, soudées, comme celles des septa.

Ces lames (*sq.*) sont contenues, on le voit, dans le même espace que celles des septa, espace interposé aux feuillets branchial et cœlomique des parois branchiales; tout le système squelettique de la branchie n'est formé que d'épaississements locaux d'une même membrane limitante, anatomiquement discontinus mais, en réalité, reliés par les parties non épaissies de cette limitante. Aussi n'y a-t-il pas lieu de s'étonner que, par les progrès de cet épaississement, des parties distinctes de ce squelette arrivent à se souder entre elles : c'est ce qui arrive pour les lames des languettes qui se réunissent chacune à la lame squelettique septale la plus voisine.

En fait, ce n'est pas ainsi que les choses se passent. La lame septale se forme d'abord, et c'est en envahissant de proche en proche que la modification squelettogène s'étend de celle-ci aux limitantes des deux demi-languettes voisines pour former leur lame squelettique.

Le résultat est le même et l'on aboutit en somme à un squelette formé d'une succession de pièces trifurquées (fig. 32, *sq.*). La branche moyenne de la fourche est contenue dans le septum interbranchial et formée de deux lames accolées, soudées même, sauf le long des bords externe et antérieur où elles divergent sur une certaine étendue, formant là une sorte de gouttière; les deux branches latérales sont simples et contenues chacune dans la moitié voisine des deux languettes appartenant aux deux sacs branchiaux que sépare le septum considéré. La partie arquée qui rejoint dorsalement la lame septale aux lames des languettes a reçu le nom d'*arcade*. Ainsi, les pièces squelettiques alternent avec les branchies et correspondent à deux demi-branchies contiguës et au septum qui les sépare (**4**, *fig. 2*).

C'est à cet état que se trouve l'appareil branchial dans les genres *Balanoglossus* et *Glandiceps*. Chez *Schizocardium* et *Ptychodera*, il s'y ajoute un perfectionnement nouveau sous la forme de tigelles que l'on a appelées les *synapticules* (synp.).

Dans ces deux genres, l'orifice en forme d'**U** de la branchie dans l'œsophage, au lieu d'être libre, est subdivisé en échelle par de petits trabécules qui s'étendent du septum à la languette; leur ensemble constitue une sorte de crible destiné à empêcher l'entrée dans la branchie de particules solides trop volumineuses. Leur structure comprend une simple paroi épithéliale continuant celle de la branchie et entourant une tigelle squelettique formée par la limitante et en continuité à un bout avec la lame squelettique septale et à l'autre avec celle de la languette ([1]).

([1]) Chez *Pt. clavigera* (fig. 33), les sacs branchiaux envoient en avant un profond diverticule triangulaire qui se porte sur les côtés de la portion digestive du tube pharyngien.

Nous renvoyons au chapitre de l'appareil circulatoire pour ce qui concerne les vaisseaux de la branchie; mais il nous reste à décrire la structure de son épithélium et les rapports généraux de l'appareil branchïal et de l'œsophage, ainsi que leurs variations dans les quatre genres.

La partie interne des parois branchiales, c'est-à-dire celle qui correspond aux faces de la languette et à la partie des septa qui fait face aux languettes, est tapissée d'un épithélium à hautes cellules cylindriques puissamment ciliées. Le reste des parois, c'est-à-dire le bord externe de la languette avec une faible bordure de la surface avoisinante, toute la partie externe des faces septales et toute la paroi latérale de la cavité, y compris le canal expirateur, sont tapissés d'un épithélium cilié aussi, mais à cellules plus basses et plus larges. Le bord interne des septa et des languettes, celui qui est tourné vers la cavité œsophagienne et fait partie de sa paroi, est formé, au contraire, de cellules très hautes et très étroites qui dessinent un bourrelet très accentué surtout sur les languettes. Dans ces bourrelets se trouvent aussi des cellules glandulaires. Des fibrilles musculaires de la catégorie des dorso-ventrales du cœlome se portent du voisinage du pore expirateur au bord libre externe des septa; d'autres sont disposées en sphincter autour de l'orifice expirateur.

Fig. 33.

Coupe transversale de la région branchio-génitale de *Ptychodera clavigera* (d'ap. Spengel).

ai., ailes dorsales; **gtx.**, glandes génitales; **lngt.**, languette branchiale; **mcl. l.**, muscles longitudinaux; **mcl. r.**, muscles radiaires; **nf. d.**, nerf dorsal; **nf. v.**, nerf ventral; **o. br.**, orifice branchial externe; **œs.**, œsophage; **o. gtx.**, orifice génital; **sac br.**, sac branchial.

En ce qui concerne les situations relatives des parties branchiale et digestive de l'œsophage, la disposition la plus simple et, sans doute, la plus primitive, se rencontre chez *Schizocardium* (fig. 34 A), où les fentes d'entrée des sacs branchiaux occupent toute la largeur des parties latérales du canal œsophagien, ne réservant que deux étroites bandelettes longitudinales, l'une dorsale appelée la *ligne épibranchiale*, l'autre ventrale, un peu plus large, excavée en gouttière, le *sillon hypobranchial*. Chez *Glandiceps* (B) et plus encore chez *Balanoglossus* (C), les fentes branchiales n'occupent que la partie dorsale du canal, laissant toute la moitié ventrale imperforée et consacrée uniquement au passage

des aliments. Chez *Ptychodera* (D) enfin, non seulement la partie branchiale est reléguée dans la moitié dorsale du canal, mais ses bords se rapprochent et entrent en contact, de manière à délimiter deux canaux superposés à peu près d'égal diamètre, ne communiquant qu'anatomiquement et non physiologiquement par une longue fente dont les bords adossés ne peuvent être séparés sans un certain effort.

Fig. 34.

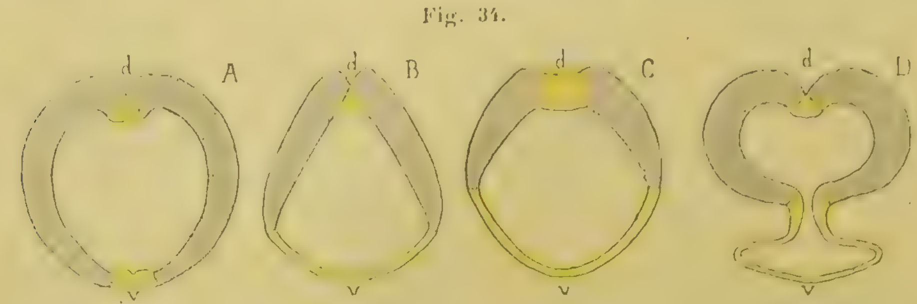


Schéma de la disposition des branchies chez les divers types d'hémicordes (d'ap. Spengel).

A, *Schizocardium*; B, *Glandiceps*; C, *Balanoglossus*; D, *Ptychodera*.
d., face dorsale; **v.**, face ventrale.

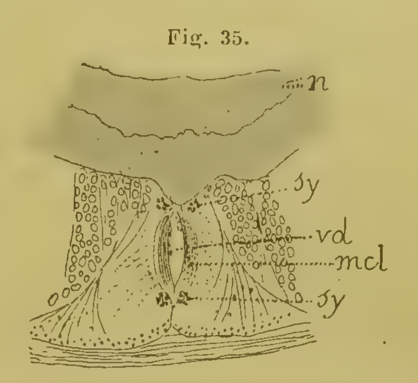
Appareil circulatoire. — Pour comprendre l'appareil circulatoire, il est nécessaire de se rendre bien compte de sa situation générale dans l'organisme.

Situation et origine. — Cette situation est intimement liée à celle des membranes limitantes dans l'épaisseur desquelles les vaisseaux et les lacunes sanguines sont partout contenus. Ces membranes occupent un espace (virtuel bien entendu) continu dans tout l'organisme : c'est l'espace compris entre l'épiderme et la musculature somatique d'une part, et entre l'épithélium digestif et la musculature viscérale d'autre part, ces deux espaces étant réunis par ceux compris dans l'épaisseur des mésentères. La considération de l'origine embryogénique de ces parties va rendre plus claire encore leur conception. Reportons-nous à un stade où l'animal est formé d'une vésicule épidermique traversée par un tube digestif et contenant dans l'espace interposé un petit nombre de vésicules cœlomiques symétriques. La cavité de ces vésicules deviendra la cavité générale ou cœlome; l'espace compris entre elles et la paroi du corps ou du tube digestif est la cavité de segmentation ou blastocœle. Cette dernière est d'abord assez spacieuse et contient quelques cellules mésenchymateuses errantes. Mais bientôt les vésicules cœlomiques s'accolent aux parois digestives et somatiques pour former leur musculature et s'adossent l'une à l'autre dans le plan sagittal pour former les mésentères dorsal et ventral. Les parois épithéliales du corps et du tube digestif ainsi que celles des vésicules cœlomiques, sont doublées, du côté du blastocœle, d'une pellicule anhiste sécrétée par elles et qui est leur limitante. Les limitantes de l'adulte résultent de l'adossement des limitantes cœlomiques entre elles dans les mésentères ou aux limitantes voisines dans les parois du corps et du tube digestif. Sur la

plupart des points, la fusion est complète et il ne reste aucune trace de l'origine bilaminaire. Mais en certains points, ou plutôt suivant certains trajets, sont réservés entre les deux couches limitantes, des espaces canaliformes qui deviennent les canaux sanguins, derniers restes de la cavité de segmentation. Des éléments mésenchymateux libres de la cavité de segmentation, les uns deviennent les rares globules incolores amœboïdes qui circulent dans le plasma incolore aussi, les autres s'appliquent aux parois sanguines en couche uniforme pour former leur endothélium. Mais cet endothélium n'existe que chez *Ptychodera* et, à certaines places discontinues, chez *Schizocardium* et *Glandiceps*. *Balanoglossus* n'a aucun revêtement vasculaire endothélial.

Certains des vaisseaux sont pourvus de muscles, toujours disposés circulairement (fig. 35, *mcl.*) (¹). Ces muscles ne leur appartiennent pas en propre; ils sont une dépendance des couches musculaires voisines dérivées de l'épithélium cœlomique : elles sont toujours, en effet, situées sur la limitante qui forme la paroi vasculaire du côté tourné vers la cavité générale.

Fig. 35.



Coupe transversale du vaisseau dorsal et des quatre troncs nerveux sympathiques du collier de *Ptychodera sarniensis* (d'ap. Spengel).

mcl., muscles du vaisseau dorsal; **n.**, nerf dorsal; **sy.**, troncs du sympathique; **vd.**, vaisseau dorsal.

Disposition générale. — Il existe un *vaisseau dorsal* et un *ventral* (**6**, *fig. 1*, *v. drs.* et *v. vnt.*), régnant tout le long du corps. Le dorsal conduit au *sinus central* (*sin. ctr.*) de la trompe, qui conduit le sang au *glomérule* d'où il retourne au vaisseau ventral par les *sinus péripharyngiens*. Il y a, en outre, une paire de *sinus latéro-dorsaux* (*v. l. d.*) qui unissent le réseau lacunaire cutané et génital à celui de l'intestin. La peau et l'intestin sont, en effet, parcourus par un système général de *lacunes* dont la *circulation branchiale* n'est qu'une dépendance.

Vaisseau dorsal. — C'est un large canal qui parcourt le corps dans toute son étendue, depuis le bout de la queue où il commence par une extrémité effilée en communication avec les lacunes cutanées et intestinales du voisinage, et se termine à la base de la trompe en se jetant dans le sinus central. — Il est contenu dans l'épaisseur du mésentère dorsal qu'il remplit presque en entier (**5**, *vd.*). Dans les cas où ce mésentère s'interrompt vers le haut, il est libre dans la cavité générale pendant le trajet correspondant. Dans le collier, qu'il traverse de part en

(¹) Sauf à l'extrémité supérieure du vaisseau ventral chez *B. Kovalevskyi* où cette musculature est longitudinale, par suite de ce fait que cette extrémité quitte le mésentère ventral et plonge dans la paroi du corps, au milieu de la couche musculaire longitudinale, dont les fibres les plus voisines s'appliquent à elle, sans changer leur direction. Ce détail n'a d'importance que pour prouver que la couche musculaire des vaisseaux n'est qu'une dépendance des couches musculaires voisines.

part, il n'est que dans une faible partie de son trajet contenu dans un mésentère (vers le bas), mais dans toute son étendue il est compris entre les deux diverticules périhæmaux (*dvt. ph.*) qui le séparent de la cavité collaire et lui fournissent ses muscles. Il est contractile de bas en haut dans toute sa longueur, sauf tout à fait vers le bout de la queue, grâce à une couche de fibres musculaires transversales (incomplètement circulaires) qui s'accole à lui et s'approprie à son service. Dans toute sa longueur il est en relation avec les réseaux lacunaires (*l.*) des parois du corps et de l'intestin qui servent à l'alimenter ([1]).

Sinus central. — Cette large lacune sanguine (*sin. ctr.*) dont nous avons indiqué la place et les rapports en décrivant la trompe, continue dans la trompe le vaisseau dorsal ([2]). Sa forme peut être comparée à une calotte d'ovoïde séparée par un plan parallèle au grand axe. La convexité tournée en arrière et logée dans la concavité ventrale de la vésicule cardiaque (*cœ.*); en avant, le diverticule pharyngien (*dvt.*) lui forme une paroi plus ou moins plane; en bas, il reçoit le sang du vaisseau ventral; en haut et à la partie supérieure de ses bords latéraux, il est en rapport avec le glomérule (*glm.*) et communique avec la cavité de cet organe par une fente étroite en forme d'arc à concavité inférieure. On voit que les rapports anatomiques et physiologiques de la vésicule cardiaque musculeuse avec le sinus central, qui avaient pu sembler étranges lorsque nous les avons fait connaître en décrivant la trompe, sont au contraire tout à fait normaux. La vésicule cardiaque se comporte par rapport au sinus central exactement comme les parties mésentériques des vésicules cœlomiques par rapport aux vaisseaux du tronc.

Le sinus central a ordinairement (sauf chez *Balanoglossus*) un revêtement endothélial en dedans de sa limitante. Pas plus que le reste de l'appareil circulatoire il n'a de muscles propres.

Circulation dans le glomérule. — Après ce que nous avons dit plus haut (p. 16) de la constitution du glomérule, la circulation dans cet organe est aisée à comprendre. Le sang pénètre dans le glomérule (**6**, *fig. 2*, *glm.*) par la fente en fer à cheval qui sert de base à cet organe, ou plutôt par les orifices situés sur son trajet. Il circule entre les saillies creuses déterminées par les diverticules de la surface externe, suit entre elles un trajet très sinueux, se dirigeant en somme, d'une part, vers la périphérie de l'organe, d'autre part, vers les extrémités inférieures de ses deux lobes latéraux. Ce dernier courant, qui est *efférent*,

---

([1]) Le vaisseau correspond au vaisseau dorsal profond de Kovalevsky. Le vaisseau dorsal superficiel de cet auteur n'existe pas. Spengel estime que c'est le tronc nerveux dorsal qui a été pris par le naturaliste russe pour un deuxième vaisseau.

([2]) Cependant le passage de l'un à l'autre n'est pas immédiat : on peut distinguer à la base de la trompe, un *sinus basilaire* où se jette le vaisseau dorsal et qui s'ouvre en haut dans le sinus central. Ce sinus basilaire est un espace situé entre le col du diverticule pharyngien, les diverticules dorsaux du cœlome de la trompe et les parois cutanées latérales du pédicule de la trompe elle-même.



Pl. 5.

HEMICHORDIA

(*Balanoglossus*)

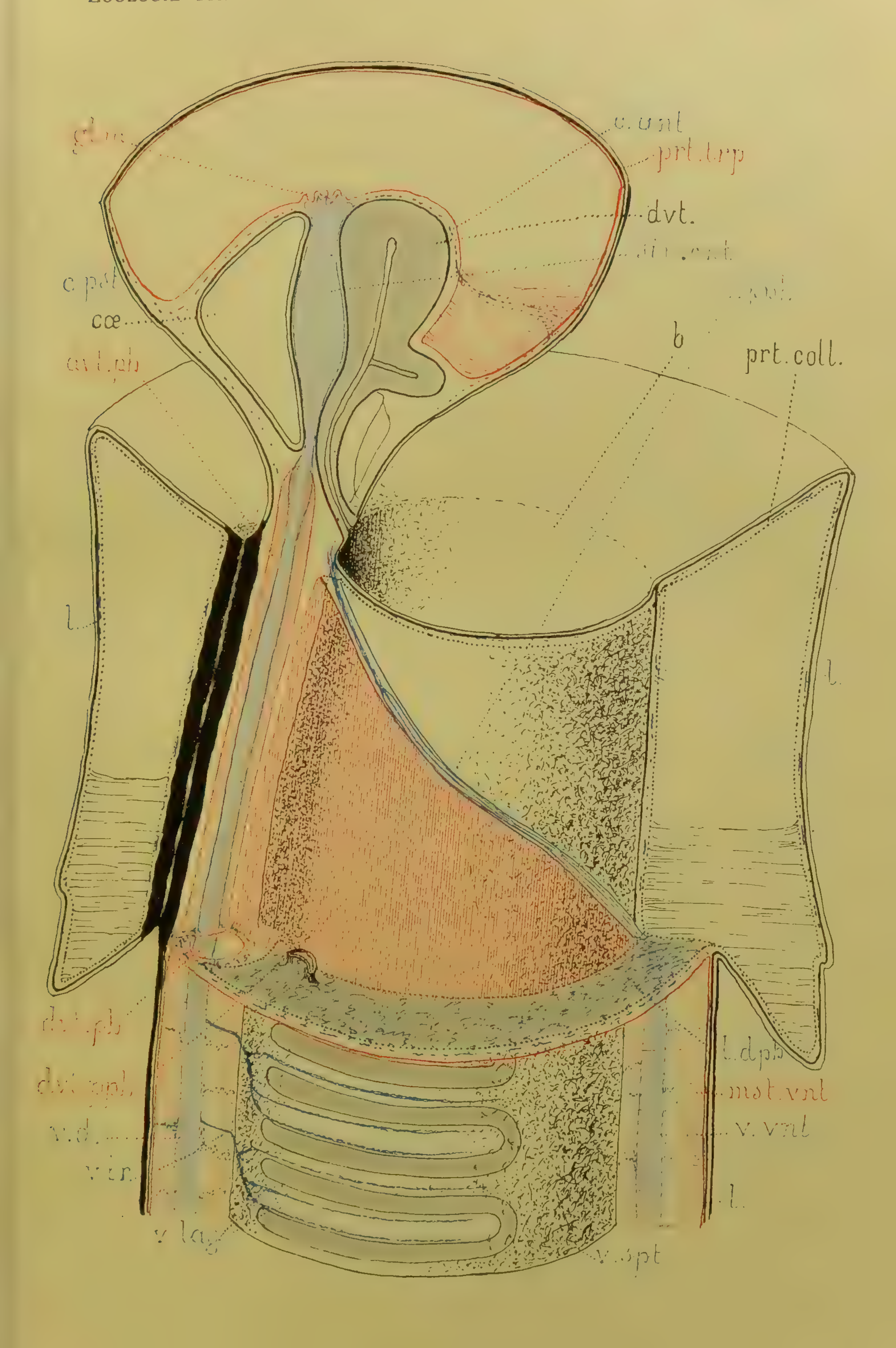
(TYPE MORPHOLOGIQUE)

(*Suite*).

Circulation.

b., bouche;
c. ant., canal ramenant au glomérule le sang de la paroi antérieure de la trompe;
cœ., vésicule cardiaque;
c. pst., canal ramenant au glomérule le sang de la paroi postérieure de la trompe;
dvt., diverticule pharyngien;
dvt. ph., diverticules périhæmaux;
dvt. pph., diverticules péripharyngiens;
glm., glomérule;
l., lacunes périphériques;
l. dph., lacunes du diaphragme;
mst. vnt., mésentère;
prt. coll., péritoine collaire;
prt. trp., péritoine de la trompe;
sin. cnt., sinus central;
v. br., vaisseaux branchiaux;
v. d., vaisseau dorsal;
v. lag., vaisseaux de la languette;
v. pph., vaisseau péripharyngien;
v spt., vaisseaux des septa;
v. vnt., vaisseau ventral.

Coupe sagittale de la partie supérieure du corps dans laquelle le tube digestif et le diaphragme tronco-collaire ont été respectés (Sch.).


c.vnt
prt.trp
dvt.
c.pst
cœ
b
prt.coll.
l.
l.
l.dpb
mst.vnt
v.vnt
v.d.
v.tr.
l.
v.lag
v.spt

suit principalement la face externe du glomérule et descend en se condensant de plus en plus jusqu'à former de chaque côté un vaisseau qui, après avoir quitté l'organe, se place sur les côtés du diverticule pharyngien et descend dans le pédicule de la trompe ([1]). Avant de le suivre dans son trajet ultérieur, mentionnons deux courants afférents pour le glomérule, qui mettent cet organe en relation avec les lacunes sous-épidermiques de la trompe. L'un (**5**, *c. ant.*) lui apporte le sang des parties ventrales en suivant le bord supérieur du septum ventral logé dans la limitante de ce septum ; l'autre (*c. pst.*) suit le bord supérieur du septum dorsal, logé dans la limitante sous-péritonéale de la région, et lui apporte le sang des parties dorsales.

Vaisseaux péripharyngiens. — Dans le pédicule de la trompe, les vaisseaux efférents du glomérule (**5** et **6**, *fig. 2*, *v. pph.*) traversent le tissu chondroïde, se placent dans l'angle entre les crura du squelette et le col du diverticule pharyngien et arrivent ainsi au collier qu'ils abordent sur les côtés de la bouche. Là, ils pénètrent dans ces deux replis arciformes que nous avons appelés (Voir p. 19) les *replis péripharyngiens* (**6**, *fig. 2*, *rp. pph.*). Dans ces replis, ils ne restent pas simples, mais se divisent en plexus formés d'un petit nombre de branches qui d'ailleurs restent rapprochées et suivent le même trajet. Ces canaux sont conduits par les replis péripharyngiens à la face ventrale du pharynx, au point où cet organe traverse le diaphragme tronco-collaire pour se continuer là avec le vaisseau ventral du tronc (**5**, *v. vnt.*) ([2]).

Vaisseau ventral (*v. vnt.*). — Parallèle au vaisseau dorsal, situé de même dans le mésentère (ici dans le mésentère ventral, bien entendu), pourvu comme lui de muscles dépendant des parties voisines, il se dirige de même vers la queue où il se perd. Il ne peut être suivi aussi loin que le vaisseau dorsal. Comme ce dernier, il communique dans tout son parcours avec les lacunes cutanées et intestinales voisines.

Vaisseaux latéro-dorsaux (**6**, *fig. 1*, *v. l. d.*). — Ces canaux sont situés sous les lignes sub-médianes et traversent comme elles les régions bran-

---

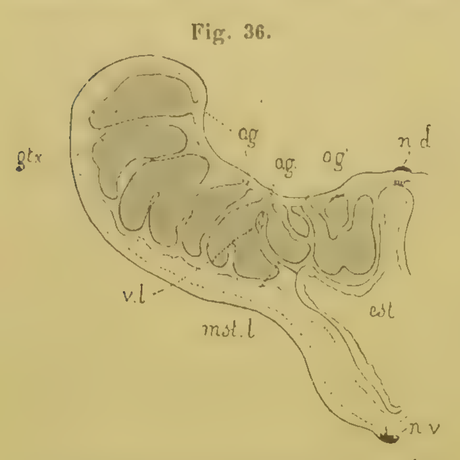
([1]) D'après Hill, les deux vaisseaux efférents du glomérule sont réunis par une anastomose transversale qui passe dans l'angle que forme la carène du squelette de la trompe avec la portion de ce squelette qui la surmonte.

([2]) Mais cette union n'a pas lieu directement. Le vaisseau ventral se jette sur la ligne médiane ventrale dans une lacune circulaire (*l. dph.*) contenue dans l'épaisseur du diaphragme collaire et qui recueille le sang du réseau lacunaire qui existe dans ce diaphragme comme partout dans la peau et dans les parois digestives. Les vaisseaux péripharyngiens, d'autre part, se jettent dans cette même lacune circulaire, mais à sa face opposée et à quelque distance de la ligne médiane. Ces vaisseaux comme cette lacune sont dépourvus de musculature ; les vaisseaux ont un endothélium (sauf chez *Balanoglossus*), tandis que la lacune n'en a point.

Chez *Ptychodera*, où les replis péripharyngiens forment un collier transversal à la partie supérieure du pharynx, les vaisseaux péripharyngiens font de même et se réunissent aussi dès ce niveau en un canal ou un plexus impair médian qui continue en avant du pharynx le trajet du vaisseau ventral. Mais ce canal diffère ici aussi du vaisseau ventral par l'absence de muscles, et ici aussi il ne communique avec ce dernier que par l'intermédiaire du sinus circulaire du diaphragme tronco-collaire.

chiale, génitale et hépatique. Ils prennent origine en haut dans le réseau lacunaire cutané, et circulent d'abord sur l'épiderme. Mais, au point où commencent les mésentères accessoires latéro-dorsaux, ils s'engagent dans leur épaisseur (fig. 36, *v. l.*) et sont conduits par eux à l'intestin où ils se terminent au delà de la région hépatique en se continuant avec le réseau lacunaire de cet organe. Dans leur trajet supérieur, ils reçoivent aussi le sang des lacunes génitales. Leurs parois sont musculeuses. Ils n'existent tels que chez *Ptychodera* et *Schizocardium*. Chez *Glandiceps* et *Balanoglossus*, il n'en existe qu'un court tronçon représentant leur partie inférieure et s'abouchant à ses deux extrémités dans les lacunes intestinales.

Fig. 36.



Coupe transversale dans la région génitale de *Ptychodera aurantiaca* montrant les pores secondaires des glandes génitales (d'ap. Spengel).
est., estomac; **gtx.**, ovaires; **mst. l.**, mésentère latéral; **n. d.**, nerf dorsal; **n. v.**, nerf ventral; **o. g.**, orifice génital; **o. g'.**, orifices génitaux secondaires.

Réseaux lacunaires cutané et intestinal. — Dans toute l'étendue des parois du corps et du tube digestif règne un riche réseau lacunaire sanguin. Sur le tube digestif, ce réseau est particulièrement développé dans la région hépatique. Partout il se montre formé de lacunes irrégulières dépourvues de muscles et d'endothélium, situées dans la limitante intermédiaire à l'épithélium et à la musculature. Ce réseau est alimenté par les vaisseaux dorsal et ventral au moyen de canaux qui s'en détachent et gagnent, en suivant les mésentères (ou directement dans les points où ceux-ci sont absents), la paroi du corps ou celle du tube digestif (5, *l.*). Ces deux réseaux établissent ainsi une communication entre les deux vaisseaux du tronc et réciproquement. Le riche réseau du diaphragme tronco-collaire (*l. dph.*) et le sinus circulaire contenu dans ce diaphragme établissent encore une communication entre les deux réseaux et entre les deux vaisseaux. Une autre communication entre les deux réseaux s'établit au bord supérieur du collier, là où la paroi du corps s'enfonce vers la bouche. Enfin, le réseau pariétal de la trompe est alimenté par un courant qui se détache du *sinus basilaire* (Voir p. 38, note 2) et se jette dans les lacunes du pédoncule de la trompe du côté dorsal. Nous avons décrit déjà les deux canaux qui ramènent au glomérule le sang des lacunes de la trompe [1].

---

[1] Dans le collier où les mésentères sont très courts, les relations entre les vaisseaux et les lacunes pariétales ne sont directes qu'à la partie inférieure du collier.

Chez *Glandiceps* et *Balanoglossus* (sauf *B. Kowalevskyi*) où les diverticules cœlomiques péripharyngiens sont absents, les lacunes péripharyngiennes conservent la même situation que sur le reste du tube digestif. Chez *Schizocardium* et *Ptychodera*, il est curieux de constater que les lacunes se trouvent dans la paroi externe des diverticules péripharyngiens.

Chez *Ptychodera*, le vaisseau dorsal émet dans le collier de petits canaux vasculaires qui

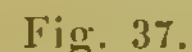
Circulation branchiale. — La circulation branchiale est très difficile à étudier, aussi nos connaissances à son sujet sont-elles encore fort imcomplètes.

Du vaisseau dorsal partent dans la région branchiale autant de vaisseaux qu'il y a de branchies. Mais ces vaisseaux ne correspondent exactement ni au milieu des branchies ni à leurs cloisons de séparation. Suivons l'un d'eux. Il se détache de la face ventrale du tronc dorsal (**5** et **6**, *fig. 3*), s'engage dans le mésentère dorsal ([1]), se porte vers la branchie correspondante et là se divise en deux branches superposées dont l'une (**6**, *fig. 3*, *v. langt.*) va à la languette de la branchie, l'autre (*v. spt.*) au septum qui la sépare de la branchie voisine, le plus souvent de celle qui est immédiatement au-dessus.

Le *vaisseau de la languette* se divise de nouveau en deux branches qui se portent sur les deux faces de la cavité cœlomique comprise dans son épaisseur, et là, suivant un trajet dorso-ventral courbe, voisin du bord interne, s'épuisent peu à peu en arrivant à l'extrémité ventrale de ce bord. Ce vaisseau fournit par son bord externe convexe un riche réseau capillaire qui revêt la face correspondante. Mais il est à remarquer que ce réseau n'est pas situé au point où il serait le plus efficace pour la fonction respiratoire, c'est-à-dire dans la limitante, immédiatement sous l'épithélium; il est placé au contraire en dedans de la lame squelettique de la languette sous l'épithélium du diverticule cœlomique situé dans l'épaisseur de la languette.

Le *vaisseau du septum* suit le bord externe de la pièce squelettique septale, couché dans le sillon que forment en s'écartant à leur bord externe et inférieur les deux lames accolées qui forment cette pièce ([2]). Dans un cas seulement, chez *Pt. sarniensis*, SPENGEL a pu voir un réseau capillaire qui, parti de ce vaisseau, recouvrait toute la partie de la cloison septale située en dehors de lui. Mais il est à croire que ce réseau (**6**, *fig. 3*, *r.*) existe toujours. Ce vaisseau se jette à son extrémité ventrale dans les lacunes de la portion non respiratoire de l'œsophage ([3]).

Fig. 37.





Coupe du vaisseau ventral de *Ptychodera minuta* dans le collier (d'ap. Spengel).

---

se portent vers la paroi dorsale du collier (fig. 37), mais se terminent en cœcum, après s'être ou non quelque peu ramifiés, et flottent librement dans le cœlome collaire sans atteindre la paroi dorsale.

([1]) Quand ce mésentère est absent, comme chez *B. Kovalevskyi* et *Gl. Hacksi*, le vaisseau dorsal est immédiatement appliqué à l'œsophage et envoie directement ses branches aux branchies.

([2]) Chez *Schizocardium*, *Glandiceps* et chez *B. Koraleveskyi*, il existe un deuxième vaisseau septal qui suit le bord interne du septum et qui très probablement se continue en avant avec le vaisseau du bord externe.

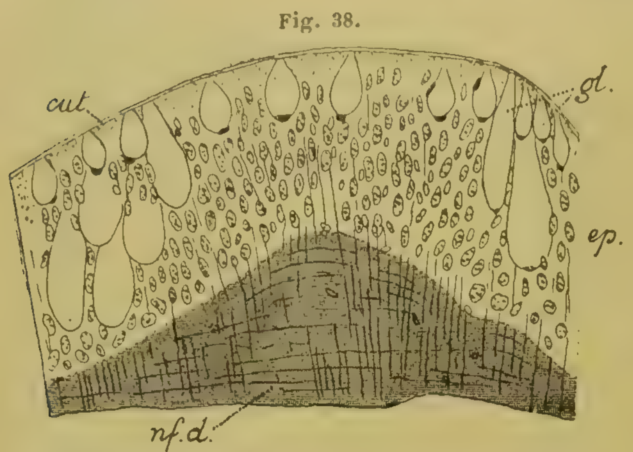
([3]) Chez *Ptychodera*, un vaisseau longitudinal est logé de chaque côté dans les bords épaissis en bourrelet de la fente de communication entre les portions branchiale et alimentaire de l'œsophage. Ce vaisseau, appelé *vaisseau marginal*, recueille en avant

Dans les genres où existent des synapticules, on n'a pu découvrir à leur intérieur aucune trace de canaux sanguins.

Le sang est incolore et contient un nombre restreint de corpuscules amœboïdes incolores aussi.

Système excréteur. — Les seuls organes excréteurs sont le *glomérule* de la trompe et les cellules glandulaires (fig. 38, *gl.*) des épithéliums

Fig. 38.



Balanoglossus. Coupe de la paroi du corps
cut., cuticule; **ep.**, épiderme; **gl.**, glandes; **nf. d.**, tronc nerveux dorsal.

Fig. 39.

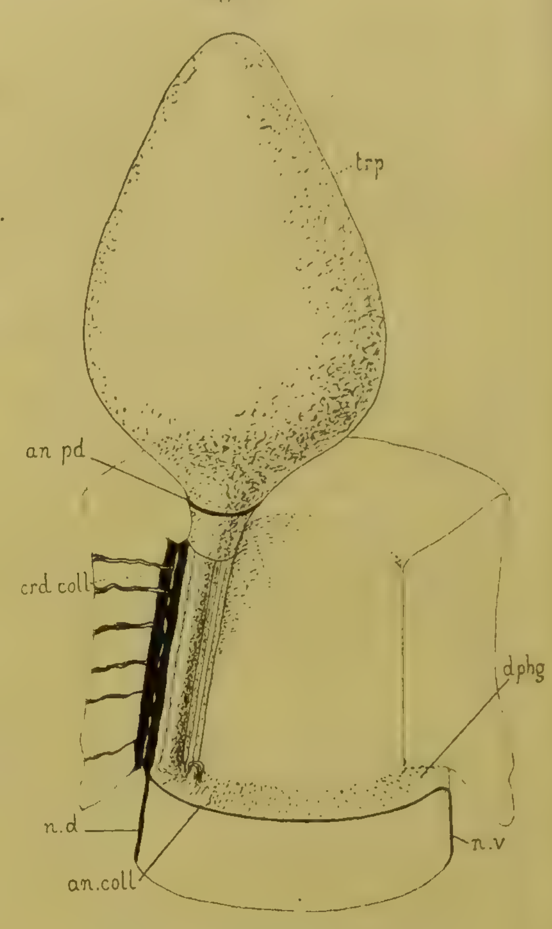


Schéma du système nerveux.

an. coll., anneau nerveux à la base du collier; **an. pd.**, anneau nerveux du pédicule de la trompe; **crd. coll.**, tronc nerveux collaire; **dphg.**, diaphragme tronco-collaire; **n. d.**, nerf dorsal; **n. v.**, nerf ventral; **trp.**, trompe.

cutané et pharyngien; ils ont été décrits avec ces organes.

Système nerveux. — Il se compose des parties suivantes (fig. 39) : la couche nerveuse épidermique, les troncs nerveux ventral (*n. v.*) et dorsal (*n. d.*), le tronc collaire (*crd. coll.*) et les anneaux nerveux du collier (*an. coll.*) et de la trompe (*an. pd.*).

Couche nerveuse épidermique. — Dans toute l'étendue de l'épiderme, entre les pieds de ses cellules, au contact de la limitante, règne une couche nerveuse ininterrompue (fig. 38, *nf. d.*). Cette couche, de puissance assez variable, atteint de $^1/_{10}$ à $^1/_7$ de l'épaisseur totale de l'épiderme; elle s'étend en général jusqu'au niveau des noyaux les plus profonds. Elle est formée uniquement de fines fibrilles qui courent en tous sens parallèlement à la basale. Nous verrons tout à l'heure quelle est leur origine; quant à leur terminaison, il semble raisonnable d'admettre qu'elle doit se faire à des cellules épidermiques spéciales jouant un rôle sensitif et répandues

---

tous les vaisseaux des septa. Spengel ne dit pas comment se termine ce vaisseau à ses extrémités. Sans doute il se perd dans les réseaux lacunaires, pharyngien et intestinal.

HEMICHORDIA

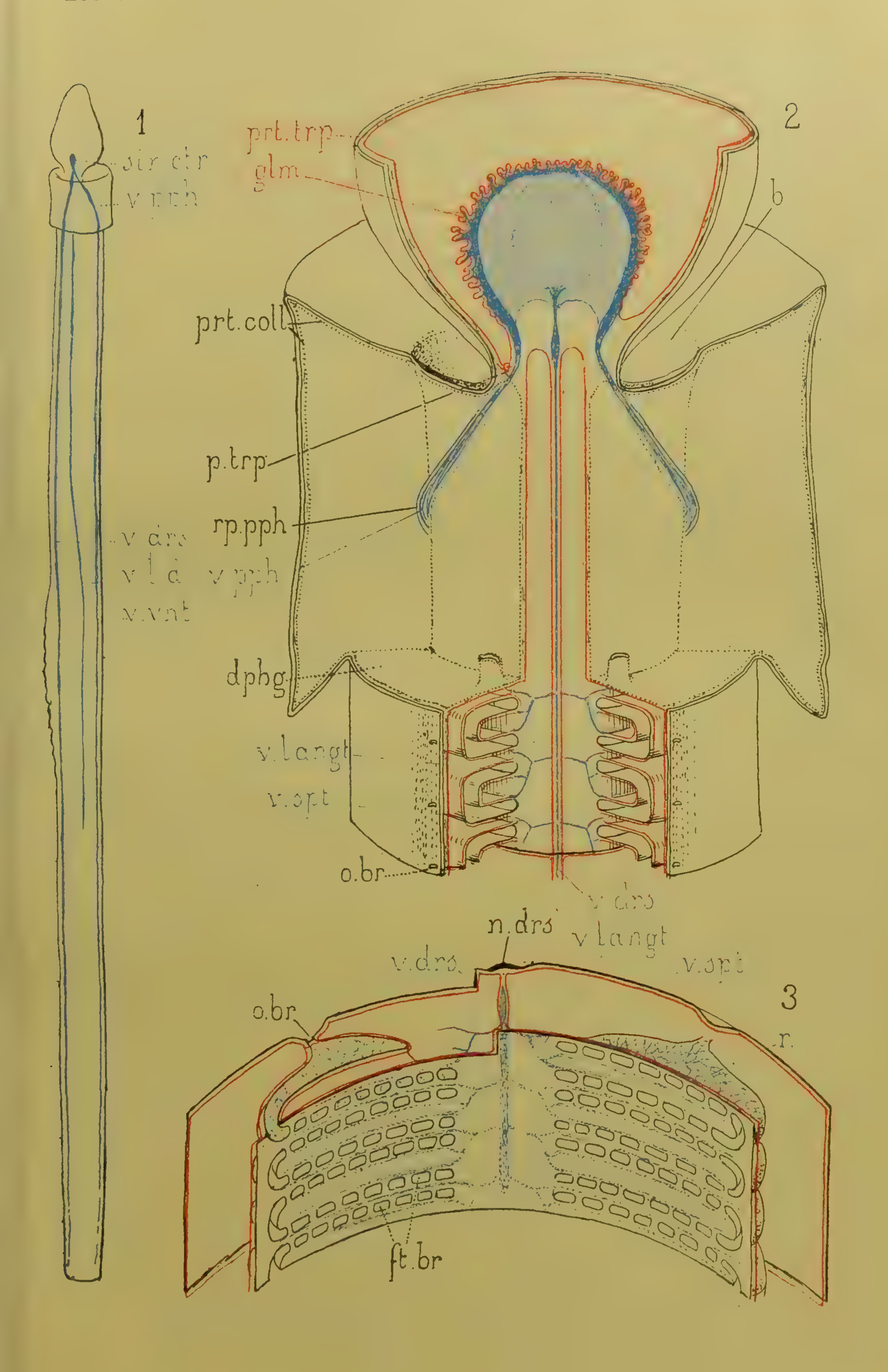
(*Balanoglossus*)

(TYPE MORPHOLOGIQUE)

Circulation *(Suite).*

b., bouche;
dphg., diaphragmes;
ft. br., fentes branchiales;
glm., glomérule;
n. drs., nerf dorsal;
o. br., orifice externe des sacs branchiaux;
prt. coll., péritoine collaire;
p. trp., pore de la trompe;
prt. trp., péritoine de la trompe;
r., capillaires des parois du sac branchial;
rp. pph., replis péripharyngiens;
sin. ctr., sinus central;
v. drs., vaisseau dorsal;
v. langt., vaisseau de la languette;
v. l. d., vaisseau latéral droit;
v. pph. vaisseau péripharyngien;
v. spt., vaisseau des septa;
v. vnt., vaisseau ventral.

Fig. 1. Disposition des troncs vasculaires (Sch.).
Fig. 2. Circulation de la partie supérieure du corps vue du côté dorsal (Sch.).
Fig. 3. Disposition des vaisseaux sanguins de la région branchiale vue de face (Sch.).


1
2
3
prt.trp
glm
b
prt.coll
p.trp
rp.pph
v.pph
dphg
v.langt
v.spt
o.br
v.drs
n.drs
v.langt
v.spt
v.drs
o.br
r.
ft.br
v.drs
v.l.a
v.vnt

partout, comme cette couche elle-même; mais on ne sait rien de positif à cet égard ([1]).

Disons tout de suite que le système nerveux tout entier n'est qu'une dépendance de cette couche générale dont il constitue des condensations locales et qu'il a partout la même situation anatomique, sauf la seule exception du tronc nerveux du collier.

Troncs nerveux dorsal et ventral. — Tout le long des lignes médianes dorsale et ventrale du tronc règne un cordon nerveux continu. Leur présence se révèle au dehors : 1° par une tendance à l'invagination en sillon qui se manifeste, d'une manière plus ou moins marquée suivant les espèces, le long des deux lignes médianes du tronc, mais surtout du côté ventral; 2° par un léger bourrelet déterminé par l'accumulation des fibres qui constituent ces cordons nerveux; 3° par un aspect un peu différent de l'épiderme qui les recouvre, aspect dû à ce que ses cellules sont plus basses et entièrement dépourvues d'éléments glandulaires. Ces cordons sont formés par une condensation et une orientation des fibrilles de la couche nerveuse générale qui, ici, s'accumulent et se disposent en un faisceau longitudinal. Il s'y joint en outre des cellules situées à la face externe des cordons, entre les éléments épidermiques et les fibres. Ces cellules confinent à celles de l'épiderme et n'en sont point séparées nettement, mais elles s'en distinguent par leurs caractères histologiques. Les premières sont allongées, cylindriques, ont un noyau ovoïde à grand axe dirigé radiairement et s'insèrent par leur pied sur la limitante, en traversant la couche des fibrilles nerveuses sans se confondre avec elles. Les secondes, au contraire, ont un noyau arrondi, un corps plus ramassé et leur prolongement basilaire, arrivé dans la couche des fibrilles nerveuses, se détourne à angle droit parallèlement à la surface pour se continuer dans cette couche qui se trouve, en fait, formée par l'ensemble de ces prolongements. A ces éléments se joignent quelques rares *cellules nerveuses géantes* dont les prolongements nerveux se distinguent également par leur grosseur. Ces deux cordons se perdent peu à peu vers le bas. En haut, le ventral s'arrête à la base du collier pour se jeter dans l'anneau péripharyngien; le dorsal entre en communication avec cet anneau mais le traverse pour se continuer avec le tronc nerveux collaire.

Anneau nerveux collaire péripharyngien (fig. 39, *an. coll.*). — Exactement sous le sillon qui sépare le tronc du collier se trouve, toujours dans la même situation par rapport à l'épiderme, un cordon nerveux qui a la même structure que les troncs dorsal et ventral et qui relie ces deux troncs par une connexion plus directe que celle qu'établit entre eux d'une manière diffuse le réseau épidermique général. Le tronc ventral (*n. v.*) s'arrête en se jetant dans cet anneau avec lequel il se continue. On peut même dire que l'anneau résulte de sa bifurcation,

---

[1] On a suggéré sans preuves l'idée que toutes les cellules épidermiques étaient sensitives.

car l'union se fait en V et non en T. Le cordon dorsal (*n. d.*), au contraire, entre en relation avec lui, mais sans perdre son individualité et se continue au delà.

Anneau nerveux du pédoncule de la trompe (*an. pd.*). — Ce second anneau nerveux situé autour du pédoncule de la trompe n'est point aussi limité que le premier; il se confond, en effet, insensiblement, surtout vers le haut, avec la couche nerveuse générale de la trompe. Il est formé par des fibres qui partent de l'extrémité supérieure du cordon collaire et se jettent en éventail sur la base de la trompe, formant autour de cette base une accumulation un peu plus accentuée que sur les parties situées au-dessus.

Il existe aussi une sorte d'anneau nerveux à peu près semblable dans le bord libre du collier, et que l'on pourrait appeler l'*anneau collaire supérieur*.

Cordon nerveux du collier (*crd. coll.*, et **1**, *fig. 2*, *crd. nr.*). — C'est ici la partie la plus différenciée du système nerveux, et c'est avec quelque raison que divers auteurs la considèrent comme formant le vrai système nerveux central et lui donnent le nom de *moelle collaire*. Ici, comme pour certains autres organes, le moyen le plus rapide d'arriver à une compréhension complète de la disposition et de la structure est de suivre le développement. À un certain moment, le cordon nerveux collaire ne diffère en rien de celui qui suit la face dorsale du tronc. Ce dernier, en abordant le collier qui est, comme on sait, d'un diamètre un peu plus grand que le tronc, monte sur la paroi dorsale du collier et la parcourt dans toute sa longueur. Si donc le cordon collaire achevait *in situ* sa différenciation histologique, il se présenterait, comme sur le dos, sous l'aspect d'un faisceau de fibrilles nerveuses couché sur la basale, entre les pieds des cellules épidermiques et surmonté d'une couche de cellules nerveuses donnant origine à ses fibres, la plupart petites, quelques-unes géantes; en arrière, serait la couche superficielle de l'épiderme formée par la portion distale des cellules de soutien, contenant les noyaux et dépourvue d'éléments glandulaires; plus en dehors sur les côtés, l'épiderme reprendrait son caractère normal et ses cellules glandulaires entremêlées de cellules de soutien. Supposons maintenant (et c'est ainsi que la chose se passe en effet) que la région dorsale du collier s'invagine à la manière du sillon médullaire d'un Vertébré et s'isole complètement de la paroi du corps, sous la forme d'un tube libre dans la cavité collaire, mais rattaché par ses extrémités à la paroi du corps aux points précis où le mouvement d'invagination a cessé de se faire sentir, et s'ouvrant là au dehors par un orifice, donnant accès dans son canal intérieur. Il se trouvera naturellement que l'orifice inférieur sera situé à la limite inférieure du collier, là où le diamètre subit une petite mais brusque diminution pour passer au diamètre du corps. L'orifice supérieur (*p. nrl.*) se trouvera dans l'angle formé par le dos du pédoncule de la trompe et la paroi supérieure du collier. Tout l'intérieur du tube sera

tapissé par l'épiderme, mais avec des caractères histologiques différents suivant les points : la voûte du tube, provenant des parties de l'épiderme extérieur situées primitivement en dehors du cordon nerveux et non différenciées, se trouvera formée d'une couche épithéliale semblable à celle de l'extérieur et par conséquent pourvue d'éléments glandulaires; la partie ventrale du tube formé au contraire par la partie médiane avec le cordon nerveux qu'elle contient, présentera exactement les caractères histologiques de cette région et par conséquent ceux de la ligne médiane du tronc qu'elle continue directement. Enfin, sur les côtés, ces deux structures passeront de l'une à l'autre par une transition plus ou moins ménagée. C'est ainsi que sont les choses, en effet, dans le genre *Ptychodera*, du moins chez *Pt. sarniensis* ainsi que l'a constaté Kœhler. Partout ailleurs, cette disposition primitive s'altère par le fait que le tube s'obture à certaines places et perd sa continuité avec les orifices extérieurs, qui se transforment en deux petites dépressions infundibuliformes assez profondes, mais en cul-de-sac. La disposition des espaces intramédullaires, restes du canal central, est aussi variable que possible, même dans les individus d'une même espèce et il n'y aurait aucun intérêt à entrer dans des détails à son sujet (1). Chez *B. Merechkovskyi* et chez *Sch. peruvianum*, il ne reste aucune trace de la cavité primitive : le tube est devenu un cordon plein.

Le cordon nerveux collaire n'est pas libre dans la cavité du collier. Il est couché sur le vaisseau dorsal entouré de ses deux diverticules périhæmaux (*dvt. ph. g.* et *dvt. ph. d.*), qui même d'ordinaire reviennent un peu sur ses côtés de manière à lui former une sorte de gouttière où il est couché. Cet ensemble, appelé quelquefois le *cordon collaire* (Kragenstrang), est lui-même couché sur la ligne dorsale du pharynx et n'est par conséquent libre que dorsalement et sur les côtés. Dans la partie inférieure, il est contenu, en outre, dans le mésentère dorsal du collier et n'entre en rapport direct avec le cœlome collaire qu'au-dessus du point où se termine ce mésentère, ordinairement très court (2).

Sens. — L'épiderme, avec son réseau nerveux général, ne saurait ne pas être sensible, soit qu'il soit parsemé d'éléments sensitifs (dont l'exis-

---

(1) Dans toutes les espèces de *Ptychodera* s'observe une autre particularité remarquable. Ce sont de petits tractus plus ou moins nombreux (de 1 à 6) disposés les uns au-dessous des autres dans le plan médian et qui vont du tube nerveux intra-collaire à la paroi du corps. Ces tractus sont tantôt rectilignes, tantôt flexueux, et suivent un trajet direct ou plus ou moins oblique; ils peuvent être pleins ou creux. Ceux qui sont creux sont toujours les plus élevés de la série et jamais ils ne sont tous creux (sauf le cas où il n'y en a qu'un). Leur cavité s'ouvre en avant dans celle du tube médullaire; en arrière elle se termine en cul-de-sac sous la paroi du corps sans jamais s'ouvrir au dehors. Leur structure est exactement celle du plafond du tube médullaire dont elles sont la continuité.

(2) Le long du vaisseau dorsal, à l'exception de sa portion abdominale, Spengel a trouvé chez *P. sarniensis* deux paires de cordons qu'il considère comme constituant un système nerveux sympathique. Une paire de ces cordons est située de part et d'autre du mésentère qui rattache le vaisseau à la paroi dorsale du corps, l'autre est placée de part et d'autre de celui

tence n'a pas été effectivement reconnue), soit que, comme le pense Bateson, toutes ses cellules (sauf les glandulaires, bien entendu) soient sensitives. Spengel estime que le bout de la trompe et sa face ventrale, le bord libre du collier et sa face ventrale sont des points particulièrement sensibles. En fait d'organes des sens localisés, on n'a observé que chez *B. canadensis* une profonde fossette située à la base de la trompe, du côté ventral (fig. 42).

Organes reproducteurs. — Les sexes sont séparés, mais les organes sont identiquement constitués chez l'un et l'autre et ne diffèrent que par la nature de leurs produits ultimes.

Fig. 42.



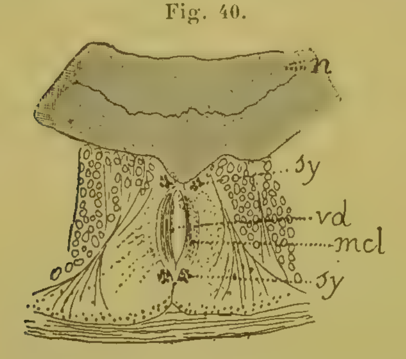
Coupe sagittale de la trompe de *Balanoglossus canadensis* pour montrer la fossette sensitive (d'ap. Spengel).

div., notocorde ; **ph.**, paroi du pharynx ; **s.**, fossette sensitive ; **sin. ctr.**, sinus central de la trompe ; **sq.**, squelette.

---

qui unit ce vaisseau au tube digestif (fig. 40). Chaque cordon est formé d'un faisceau de fibrilles trop fines pour être musculaires et d'une enveloppe de cellules peu nombreuses (fig. 41). Spengel n'a

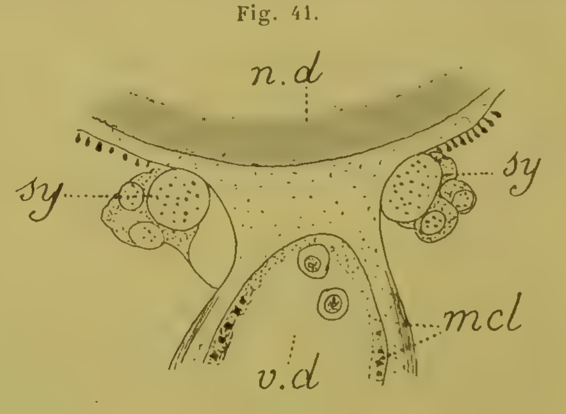
Fig. 40.



Coupe transversale du vaisseau dorsal et des quatre troncs nerveux sympathiques du collier de *Ptychodera sarniensis* (d'ap. Spengel).

mcl., muscles du vaisseau dorsal; **n.**, nerf dorsal; **sy.**, troncs du sympathique; **vd.**, vaisseau dorsal.

Fig. 41.



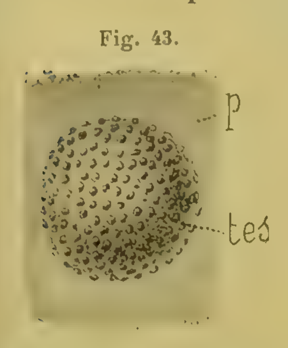
Disposition du système nerveux sympathique de chaque côté du vaisseau dorsal (d'ap. Spengel).

mcl., muscles du vaisseau dorsal ; **n. d.**, nerf dorsal ; **sy.**, troncs du sympathique ; **v. d.**, cavité du vaisseau dorsal.

reconnu ni les racines ni les branches de ce système, dont la signification reste ainsi quelque peu douteuse.

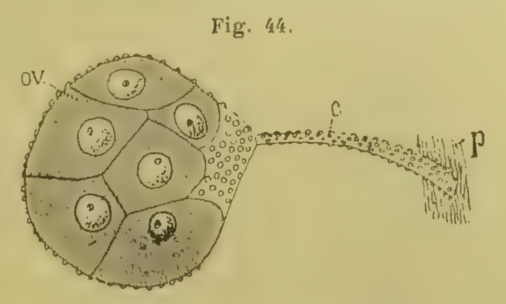
Disposition. — Sous leur état le plus simple, ces organes forment deux séries parallèles et symétriques de glandes ovoïdes (fig. 43 et 44), saillantes dans la cavité du tronc et s'ouvrant au dehors, par l'intermédiaire d'un col court et étroit. Ils occupent la région génitale, mais empiètent en haut sur la région branchiale, en bas sur la région hépatique. La série de leurs orifices correspond à cette *ligne sub-médiane* qui se caractérise par l'interruption de la musculature longitudinale à son niveau et qui, suivant dans la région branchiale le sillon branchio-génital, continue ce sillon dans la région génitale et se poursuit dans la région hépatique en passant en dehors des lobes du foie. Elle a d'ailleurs une tendance à s'enfoncer en sillon dans toute son étendue, mais surtout dans ses parties supérieures. Dans le sillon branchio-génital, les pores génitaux sont toujours plus en dehors que les orifices branchiaux auxquels ils correspondent grossièrement.

Fig. 43.



Glande génitale mâle de *Balanoglossus Kupfferi* (d'ap. Spengel).
p., paroi du corps; **tes.**, testicule.

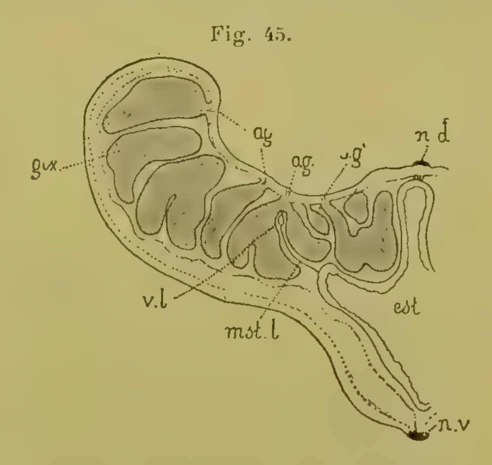
Fig. 44.



Glande génitale femelle de *Balanoglossus Kupfferi* (d'ap. Spengel).
p., paroi du corps; **c.**, oviducte; **ov.**, ovaire.

Cette disposition si simple est sujette à des complications : chaque glande, en s'accroissant, a tendance à se diviser en lobes et ces lobes peuvent se souder à la paroi du corps, et se percer au point de contact d'un *pore génital accessoire*. Les lobes peuvent aussi se séparer complètement de la glande mère et former ainsi autant de glandes indépendantes (fig. 45), s'ouvrant par un orifice spécial qui a été nommé *pore génital secondaire* (*o. g'*.), pour le distinguer du pore accessoire qui conduit, non dans une glande distincte, mais dans un lobe non séparé de la glande principale. Ce processus de lobation et d'individualisation des lobes se produit toujours transversalement, en sorte que les pores accessoires et secondaires ne s'intercalent jamais à la série des pores principaux, mais se placent à côté d'eux, soit en dedans soit en dehors ([1]).

Fig. 45.



Coupe transversale dans la région génitale du *Ptychodera aurantiaca* montrant les pores secondaires des glandes génitales (d'ap. Spengel).
est., estomac; **gtx.**, ovaires; **mst. l.**, mésentère latéral; **n. d.**, nerf dorsal; **n. v.**, nerf ventral; **o. g.**, orifices génital, **o. g'.**, orifices génitaux secondaires.

([1]) Les *pores accessoires* sont hors de la ligne submédiane et traversent la musculature ongitudinale. Ils peuvent être internes ou externes par rapport aux pores principaux, mais,

Structure. — Les glandes génitales sont essentiellement constituées par une couche d'épithélium germinal (fig. 47, *crd. gtx.*) tapissant un cul-de-sac formé par la limitante sous-péritonéale, le tout revêtu par l'épithélium péritonéal (*prt.*) doublé d'une couche de fibres musculaires longitudinales. L'épithélium germinal comprend deux sortes de cellules, les unes (fig. 48), cellules germinales proprement dites, mères des œufs et des spermatozoïdes, grossissent beaucoup et font de plus en plus saillie dans la cavité de la glande; les autres restent petites et se disposent autour des premières en une couche folliculaire qui doit se rompre quand l'œuf ou les sperma-

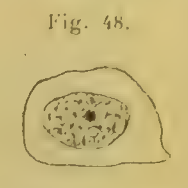
Fig. 47.



Coupe longitudinale du cordon génital de *Balanoglossus Kupfferi* (d'ap. Spengel).

crd. gtx., cordon génital; **p.**, paroi du corps; **prt.**, péritoine formant l'enveloppe folliculaire.

Fig. 48.



Spermatocyte de *Balanoglossus Kupfferi* (d'ap. Spengel)

---

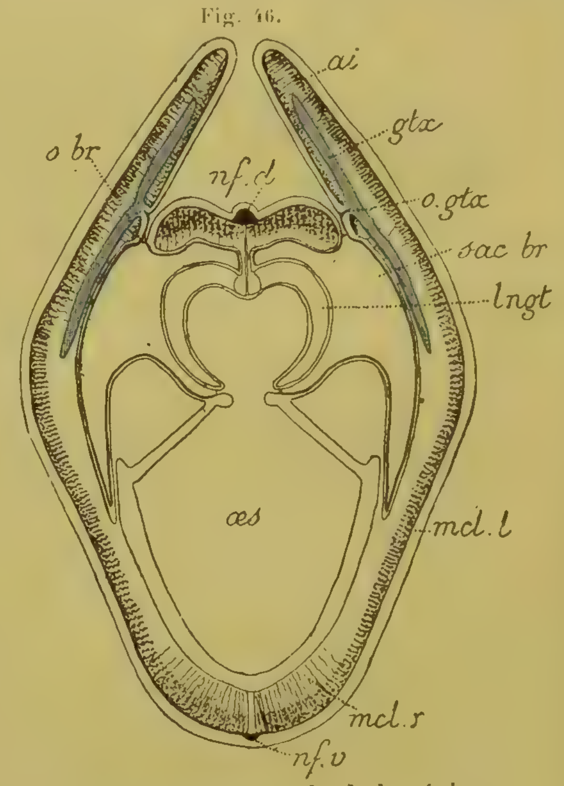
dans la région branchiale, il n'y en a jamais d'internes. On les rencontre chez *Sch. brasiliense* et *Gl. Talaboti*.

Les *pores secondaires* sont aussi externes ou internes. Les externes sont, de même que les pores accessoires, extérieurs à la ligne submédiane et traversent la musculature longitudinale. Les internes s'ouvrent au contraire toujours dans la ligne submédiane, à son bord interne; ils ne se montrent que chez *Balanoglossus* et *Glandiceps*; on en rencontre aussi bien dans la région branchiale qu'au-dessous. Ils forment, chez *Gl. Talaboti*, une série incomplète, chez *B. Kupfferi* une série complète, chez *B. canadensis* plusieurs rangées, complètes parallèles. Chez ce dernier les pores principaux forment aussi plusieurs rangées, et ces nombreuses rangées trouvent place toutes dans la ligne submédiane, ici très élargie.

Il ne faudrait pas attribuer à ces caractères distinctifs des pores accessoires et secondaires, des externes et des internes, une valeur qu'ils n'ont pas. Les choses se trouvent être ainsi, mais tous ces pores sont morphologiquement équivalents.

Chez *Ptychodera*, les lobes des glandes génitales s'étendent en dehors dans les appendices aliformes (fig. 46). En dedans, le septum latéro-dorsal détermine une profonde échancrure qui monte presque jusqu'au pore principal, en sorte qu'il y a un lobe dans le compartiment latéro-dorsal du cœlome.

Fig. 46.



Coupe transversale de la région branchio-génitale de *Ptychodera clavigera* (d'ap. Spengel).

ai., ailes dorsales; **gtx.**, glandes génitales; **lngt.**, languette branchiale; **mcl. l.**, muscles longitudinaux; **mcl. r.**, muscles radiaires; **nf. d.**, nerf dorsal; **nf. v.**, nerf ventral; **o. br.**, orifice branchial externe; **œs.**, œsophage; **o. gtx.**, orifice génital; **sac br.**, sac branchial.

tozoïdes (fig. 49) sont émis au dehors. Dans l'épaisseur de la limitante est un réseau de lacunes sanguines, ou parfois une simple lacune vaste et indivise; dans l'un ou l'autre cas, ce système communique par ses bords avec le réseau capillaire cutané voisin.

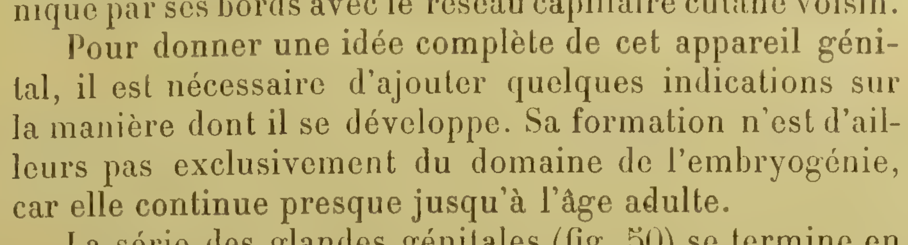


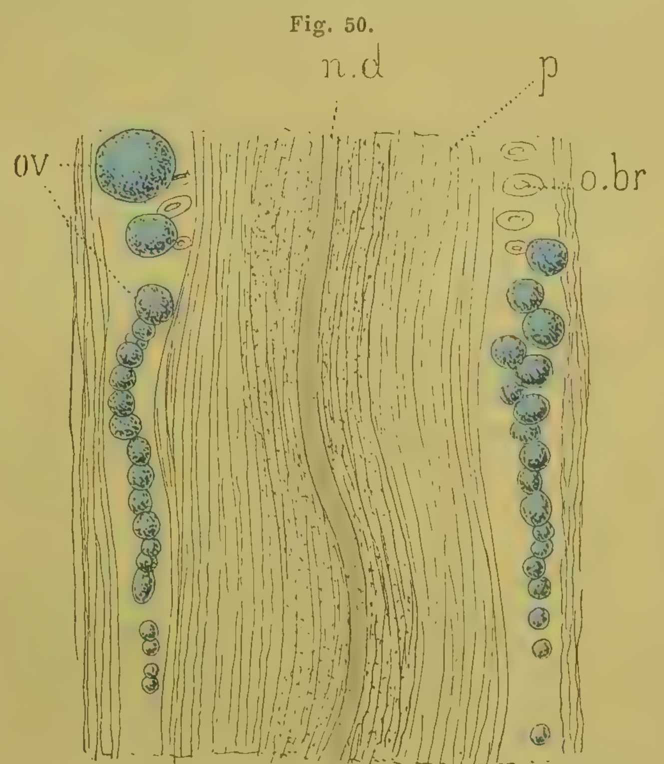
Fig. 49.

Spermatozoïdes de *Balanoglossus Kupfferi* (d'ap. Spengel).

Pour donner une idée complète de cet appareil génital, il est nécessaire d'ajouter quelques indications sur la manière dont il se développe. Sa formation n'est d'ailleurs pas exclusivement du domaine de l'embryogénie, car elle continue presque jusqu'à l'âge adulte.

La série des glandes génitales (fig. 50) se termine en haut brusquement par des glandes entièrement achevées; mais en bas, elle se continue par une partie indivise et inachevée. Cette partie est formée d'un amas de cellules germinales contenues entre le cœlome et la paroi du corps (fig. 47), dans cet espace que nous avons vu, à propos des limitantes et de l'appareil circulatoire, représenter la cavité de segmentation. Il y a tout lieu de croire que ces cellules proviennent d'éléments mésenchymateux présents dans cet espace depuis les stades embryonnaires. Là, cette masse grossit, se lobe, se divise, suivant la série des processus que nous avons indiquée pour expliquer la complication progressive de l'organe, mais tout cela se fait avant que s'établissent les communications avec le dehors. Celles-ci se percent secondairement en des points où la masse se soude à l'épiderme, en sorte que tous les orifices, aussi bien les principaux que les accessoires et les secondaires, sont tous équivalents et tous secondaires au sens embryogénique de ce mot.

Fig. 50.



Paroi dorsale du corps dans la région génitale de *Balanoglossus Kupfferi* vue du côté interne (d'ap. Spengel).

n. d., nerf dorsal; **o. br.**, orifices des branchies; **ov.**, ovaires; **p.**, paroi du corps.

Il résulte de ce qui précède que, malgré la présence d'une limitante entre elles et le péritoine, les glandes sexuelles ne sont pas plus dépendantes de l'épiderme que du cœlome et, bien que Spengel n'en parle pas, si sa conception des limitantes est exacte, il doit exister une limitante, très mince peut-être, aussi bien entre la glande et l'épiderme

qu'entre elle et le péritoine. Il ne faut point plier la nature à nos systèmes et décrire des membranes là où elles n'existent pas sous le prétexte qu'elles devraient exister, mais ces choses sont cependant bonnes à dire pour préciser la situation de l'organe et éclairer sa conception.

Physiologie.

Habitat. — L'animal vit dans le sable, au niveau des basses mers, dans des trous cylindriques très longs et en forme d'U aboutissant à la surface par les deux extrémités comme ceux du Chætoptère, et très profonds dans leur partie moyenne. Ces trous ne sont pas maçonnés, mais ils ont cependant une certaine persistance, grâce à une couche de mucus dont ils sont tapissés et qui agglutine quelque peu le sable qui forme leur paroi. L'un des orifices du tube ne porte aucune marque distinctive; l'autre est rendu très évident par un tortillon de sable rejeté par le tube digestif et semblable à celui des Arénicoles, mais d'une taille proportionnée à celle de l'animal. Celui-ci se tient dans son trou, soit au fond, soit près de l'un ou l'autre des orifices, selon le moment du jour ou de la marée, naturellement, l'anus toujours tourné du côté où est le tortillon (1).

Mouvements. — L'animal peut fouir le sable pour faire son trou et se déplacer dans ce trou qui est beaucoup plus long que lui. Le collier et surtout la trompe sont ses organes locomoteurs les plus actifs. Lorsqu'il ne s'agit que de se déplacer dans son trou ou de ramper sur une surface, le corps y contribue activement par des mouvements péristaltiques et des inflexions latérales. Pour fouir, l'animal utilise surtout sa trompe qu'il manœuvre à peu près comme fait un Solen de son pied, l'allongeant, la renflant et la rendant rigide, puis se halant en prenant sur elle un point fixe. Le collier, en même temps, se resserre pour passer, puis se dilate pour repousser l'obstacle comme un homme qui *joue des coudes* pour se faire place dans une foule. Ces mouvements ont pour condition la rigidité de la trompe qui doit, étant creuse, se mettre dans un état d'érection, pour agir efficacement. Pour cela, l'animal ferme le trou de sa trompe et contracte la musculature de l'organe sur le noyau liquide qui, étant incompressible, se comporte comme un corps solide. Malgré l'imperfection apparente de ces instruments, l'animal creuse le sable assez rapidement et se déplace dans son trou avec une surprenante rapidité. Ses mouvements sont facilités par le mucus très visqueux dont il est enduit et qui est sécrété par les cellules glandulaires de son épiderme.

La question de savoir d'où vient ce liquide a donné lieu à des discussions. Bateson a constaté que les particules colorées mises dans le liquide

---

(1) T. H. Morgan a constaté qu'aux îles Bahama l'animal était toujours, le soir, au voisinage de l'orifice correspondant à la tête, le matin auprès de celui qui est marqué d'un tortillon.

extérieur ne pénètrent jamais dans la trompe, tandis que celles injectées dans la trompe ressortent par son orifice. Cela semble indiquer que le liquide contenu est simplement celui que le glomérule a extrait du sang et qui n'est rejeté par une sorte de miction que lorsqu'il est trop abondant.

Pour le collier, au contraire, tout porte à croire qu'il contient de l'eau de mer qui peut entrer et sortir par ses deux pores.

Alimentation. — Pour creuser, l'animal refoule le sable sur les côtés, mais surtout il se fait de la place en l'avalant. Son tube digestif en est toujours rempli et l'extrémité caudale en est toujours si chargée, qu'alourdie par cette masse elle se rompt avec la plus grande facilité, sans que d'ailleurs l'animal paraisse souffrir le moins du monde de cette mutilation.

Sans doute il doit se nourrir des détritus de toute sorte mélangés au sable qu'il avale pour fouir. Mais il avale aussi des proies véritables. L'un de nous a vu un gros *Ptychodera* (probablement le *P. clavigera*) en avaler un de plus petite taille placé dans la même cuvette. Peut-être chasse-t-il les Arénicoles qui vivent dans les mêmes parages ou les autres Vers qu'on y rencontre aussi.

Le sable qu'il avale, rendu glissant par une abondante quantité de mucus, traverse le pharynx sans jamais pénétrer dans l'orifice, d'ailleurs microscopique, du diverticule de la trompe. Il traverse aussi l'œsophage sans s'engager, chez *Ptychodera*, dans la portion respiratoire de l'organe. C'est dans l'estomac que s'accomplit la digestion, sous l'influence du suc sécrété par les cellules dites *hépatiques;* l'intestin sert sans doute à l'absorption du chyme. Peut-être les *pores intestino-cutanés*, les *sillons ciliés* de l'intestin, le *siphon stomacal* de *Gl. Hacksi* (Voir p. 30, note) sont-ils destinés, un peu comme le siphon des Echinodermes, à séparer et à évacuer par une voie plus directe l'eau qui, ingurgitée en masse avec le sable, ne peut que diluer les sucs digestifs.

Respiration. — L'eau pénètre dans les branchies par la bouche et l'œsophage et ressort par les pores dorsaux. Cette circulation a évidemment pour moteur principal les cils des parois branchiales. Mais l'eau ingurgitée par la bouche est sans doute aussi poussée au delà, en même temps que le sable, par les contractions du pharynx. Les fibres musculaires que nous avons vues se rendre du pore expirateur aux parois septales peuvent contribuer aussi à ce mouvement.

Des descriptions que donne Spengel de la disposition des capillaires branchiaux, il semblerait résulter que les faces des septa et des languettes ne servent que peu ou point à la respiration proprement dite. Mais peut-être ces descriptions autorisent-elles quelques réserves. Il semble bien étrange que les faces septales soient dépourvues de capillaires en dedans, et que le réseau lacunaire des languettes soit plus rapproché du cœlome que du courant d'eau qui traverse la branchie. N'y aurait-il pas un second réseau lacunaire sous-épithélial dans les languettes et un autre

dans la partie des septa située en face des languettes? S'il n'y en a point, ce serait donc la partie externe des sacs branchiaux qui serait l'organe actif de la fonction respiratoire, et les couloirs situés entre les septa et les languettes n'auraient qu'un rôle conducteur comme les bronches par rapport aux poumons. Il faut en effet reconnaître que l'épithélium bas des parties externes des sacs branchiaux semble mieux fait pour permettre les échanges osmotiques que les hautes cellules de la portion interne. En somme, toute cette question réclame un complément de recherches.

Circulation. — Le sang circule de bas en haut dans le vaisseau dorsal; poussé par les contractions de ce vaisseau, il arrive au sinus central de la trompe, où la vésicule cardiaque lui donne une impulsion nouvelle pour lui faire traverser le glomérule et les vaisseaux efférents du glomérule ainsi que les arcs péripharyngiens qui, dépourvus de musculature, sont passifs. Il arrive ainsi à la partie supérieure du vaisseau ventral qui le reprend et, par ses contractions, le renvoie vers la queue où il reprend la voie du vaisseau ventral. C'est là le courant général et direct. Mais sur ce courant se greffent des courants dérivés dont l'importance n'est pas moins grande puisque, à l'exception du glomérule qui seul est sur le trajet de la grande circulation, tous les organes sont desservis par eux. Entre les courants dorsal et ventral existe évidemment une circulation intestinale dont la direction n'a pas été déterminée expérimentalement, mais qui, à en juger d'après la direction des courants principaux, doit aller de chaque point du vaisseau dorsal à la partie de l'intestin située en face, passer dans le vaisseau ventral et revenir de là immédiatement vers le bas; un courant tout semblable et parallèle doit circuler dans le réseau lacunaire de la paroi du corps.

Rappelons ici le sinus circulaire qui réunit dans le diaphragme tronco-collaire les courants dorsal et ventral. De l'extrémité supérieure du vaisseau dorsal se détache, au côté dorsal du pédoncule de la trompe, un courant qui alimente les lacunes de la paroi de la trompe. Ce courant retourne aux vaisseaux efférents du glomérule par deux canaux situés, l'un dans le septum ventral de la trompe, le long de son bord libre supérieur, l'autre dans le septum dorsal.

La circulation génitale n'est qu'une dépendance de la circulation pariétale du voisinage.

Tout cela semble fort clair. Seule, la circulation branchiale présente des obscurités imputables surtout à l'insuffisance de nos connaissances anatomiques. Il semble bien probable que le sang passe du vaisseau dorsal dans les canaux des septa et des languettes et de là dans les réseaux lacunaires des parois branchiales. Le sang qui a pris la voie de la circulation septale trouve un débouché naturel dans le réseau capillaire de la partie non respiratoire de l'œsophage, qui le ramène au vaisseau ventral.

Mais où va le sang qui s'est engagé dans les vaisseaux de languette?

Pl. 7.

HEMICHORDIA

(Balanoglossus)

(TYPE MORPHOLOGIQUE)

(*Suite*).

Développement.

bl., blastopore;
c., anneau vibratile;
coll., région collaire;
h., bouquet de poils sensitifs;
mb., membrane de l'œuf;
n., invagination du cordon nerveux dorsal;
o. br., orifices des fentes branchiales;
s., étranglement circulaire supérieur;
s'., étranglement circulaire inférieur;
trp., trompe.

Fig. 1 à *11*. Stades successifs du développement.

Fig. 1, 2, 3. Trois stades successifs de l'œuf jusqu'à la formation de la blastula (d'ap. Bateson).

Fig. 4. Gastrula (Sch.).

Fig. 5 et *6.* Fermeture du blastopore et formation de l'anneau vibratile (d'ap. Bateson).

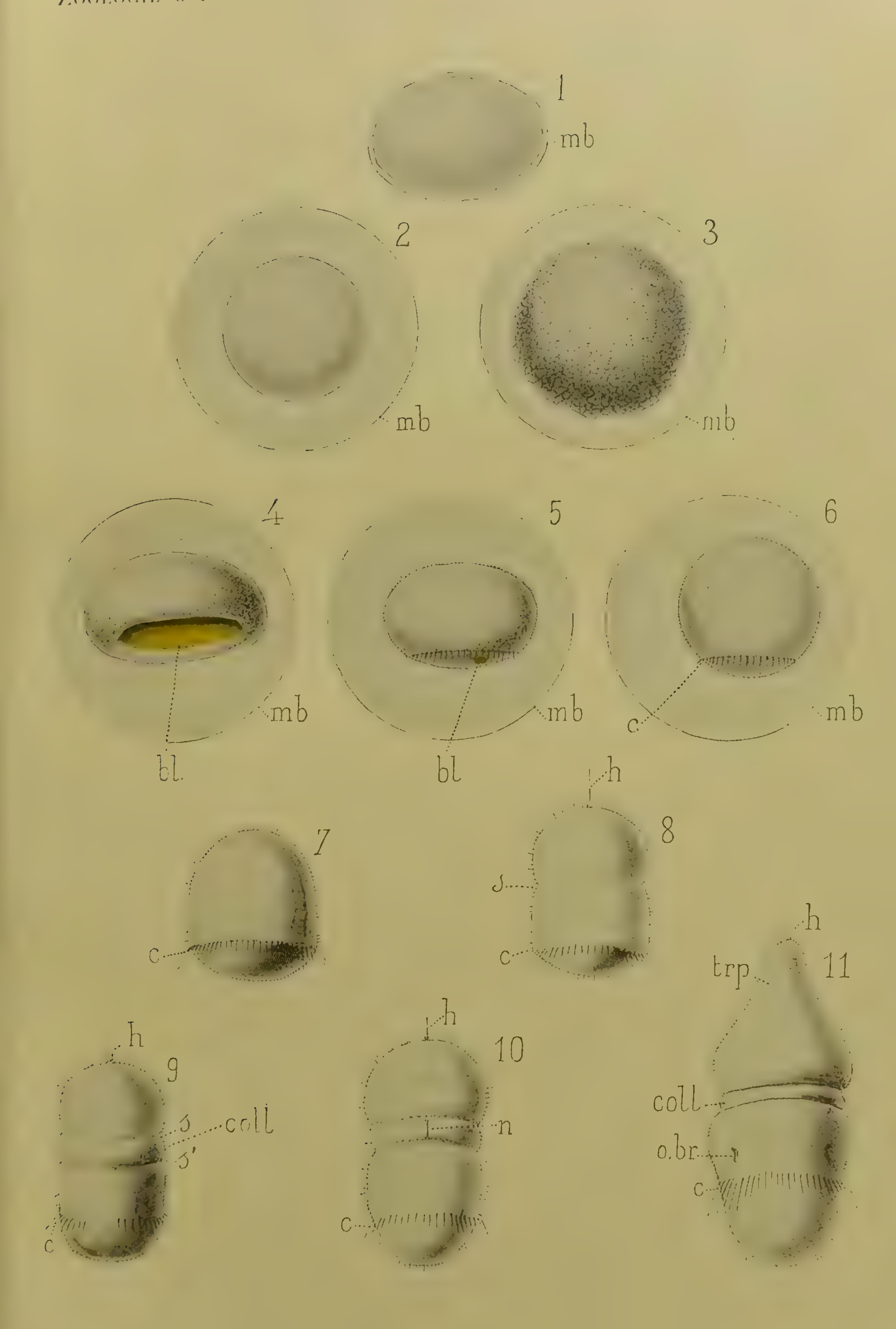
Fig. 7. Allongement de la larve (d'ap. Bateson).

Fig. 8. Formation du premier étranglement circulaire et du bouquet de poils sensitifs (d'ap. Bateson).

Fig. 9. Formation du second étranglement circulaire délimitant la région collaire (d'ap. Bateson).

Fig. 10. Formation du cordon nerveux dorsal (d'ap. Bateson).

Fig. 11. Formation des premières fentes branchiales (d'ap. Bateson).



1
mb
2
mb
3
mb
4
mb
bl.
5
mb
bl
6
c
mb
7
c
h
8
s
c
h
trp
11
coll
o.br.
c
h
9
s
coll
s'
c
h
10
n
c

Il ne peut évidemment rejoindre la circulation générale qu'en repassant par le bord supérieur des languettes, le seul qui soit en relation avec le reste du corps. Or on ne connaît là aucun vaisseau et la voie des lacunes capillaires offrirait semble-t-il une résistance nuisible à la rapidité du courant. Ce n'est pas là, d'ailleurs, le seul desideratum dans nos connaissances au sujet de cet appareil.

Excrétion. — L'excrétion ne peut avoir pour organes que le glomérule, dont les produits doivent être déversés dans le cœlome de la trompe et évacués par le pore situé à sa base du côté dorsal.

Sensation. — On ne sait à peu près rien des sensations de l'animal. Les dispositions du système nerveux, sa diffusion sur toute la surface des téguments, l'absence presque complète d'organes localisés, semblent indiquer une vague sensibilité générale probablement tactile, plus délicate peut-être et plus précise à la face ventrale de la trompe et du collier.

Génération. — Les œufs sont pondus isolément (et non unis en filaments comme on l'a cru) et sortent par les pores sexuels et non par rupture de la paroi des sacs génitaux, bien que peut-être cette rupture ne soit pas rare à titre accidentel. Pour les spermatozoïdes, ces indécisions ne peuvent exister.

Résistance. — Bien que d'apparence délicate, l'animal est, en réalité, assez résistant. Il se conserve bien dans de simples cuvettes où, après avoir rejeté de grandes quantités de mucus, il reprend et conserve l'aspect qu'il avait au moment de la capture. L'un de nous en a vu un ramper encore après vingt-quatre heures, dans une solution assez forte d'acide picrique.

Phosphorescence. Photogénie. Odeur. — Nous ne saurions dire si les autres espèces sont phosphorescentes, mais celle qui habite les côtes de Bretagne et que nous croyons être le *Ptychodera clavigera* se montre assez vivement phosphorescente pour que la lueur soit encore visible en présence d'une bougie. Chez cette même espèce, Bateson a constaté que le mucus est photogénique et devient violet à la lumière.

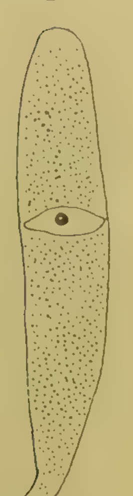
Certaines espèces dégagent une odeur forte et caractéristique qui rappelle celle du chlore ou de l'iodoforme.

Régénération. — Spengel a vu l'animal régénérer sa trompe et a constaté que le cœlome de cet organe se reformait indépendamment de toute participation du tube digestif. C'est un cas de non-parallélisme de la régénération et de l'ontogénèse, car nous verrons que, chez l'embryon, les vésicules cœlomiques se forment toutes aux dépens du tube digestif. Ces cas sont encore assez peu nombreux pour que celui-ci mérite d'être cité, et il est d'autant plus frappant que l'organe est obligé ici de se former aux dépens d'un feuillet différent de celui qui l'a engendré chez l'embryon.

Parasites. — On a trouvé chez les diverses espèces des parasites variés : *Flagellates* dans les branchies; *Diatomées* dans la cavité générale;

Grégarines monocystidées (fig. 51 et 52) et autres Sporozoaires indéterminés dans les cellules du tube digestif; un *Distome* indéterminé dans la cavité du tronc et du collier (fig. 53); un *Nématode* (?) dans la musculature de la trompe; un Annélide, *Anoplonereis Herrmanni* (Giard) [= *Ophiodromus Herrmanni* (Giard)] non parasite, mais commensal.

Fig. 51.

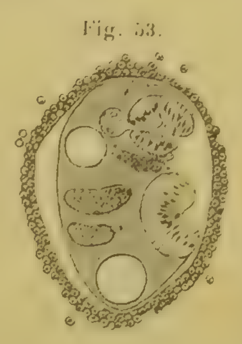


Grégarine des cœcums hépatiques de *Ptychodera clavigera* (d'apr. Spengel).

Fig. 52.

Grégarine dans les cellules intestinales de *Balanoglossus Kupfferi* (d'ap. Spengel).

Fig. 53.



Coupe à travers un jeune Distome entouré de cellules lymphatiques chez *Balanoglossus Kupfferi* (d'ap. Spengel).

Mais le parasite le plus remarquable est *Ive Balanoglossi*, Crustacé copépode trouvé par P. Mayer chez *P. minuta* dans la cavité générale et par Hill chez *B. australiensis*. Spengel enfin a trouvé dans la cavité générale ou les couches musculaires de *G. Talaboti* et de *G. Hacksi* des Copépodes conformés comme les Copépodes libres et qui, selon lui, pourraient avoir été entraînés là malgré eux, comme une barbe de blé dans un étroit canal, au moyen de leurs soies.

En outre de ce Crustacé, Spengel se demande s'il ne faut pas considérer comme des parasites d'une nature à déterminer, ces masses cellulaires (fig. 54) entourées d'un follicule et flottant partout dans la cavité générale, que nous avons décrite, en traitant de cette cavité (Voir p. 24, note).

Fig. 54.



Masse cellulaire (parasite?) de la cavité générale de *Ptychodera minuta* (d'ap. Spengel).

Développement.

(Pl. 7 à 10.)

L'œuf fécondé, naturellement hors de l'organisme, subit une segmentation totale et régulière [1] qui aboutit à une *blastula* sphérique (**7**, *fig. 1* et *2*). Cette blastula s'invagine emboliquement et se transforme en une *gastrula* typique (**7**, *fig. 4*) dont le blastopore se resserre peu à peu (**7**, *fig. 5*), puis se ferme en un point correspondant à l'extrémité inférieure de l'axe du futur animal (**7**, *fig. 6*). Le corps se couvre entièrement de cils fins. Au-dessus du point où le blastopore vient de se fermer se montre un *anneau vibratile transversal* (*c.*) formé de cils très développés. Puis se dessine une première constriction circulaire au milieu du

---

[1] Les premiers phénomènes n'ont été vus que chez une espèce, *B. Kowalevskyi*, et c'est seulement pour le stade 2 et pour la blastula achevée que l'égalité des blastomères a été observée.

HEMICHORDIA

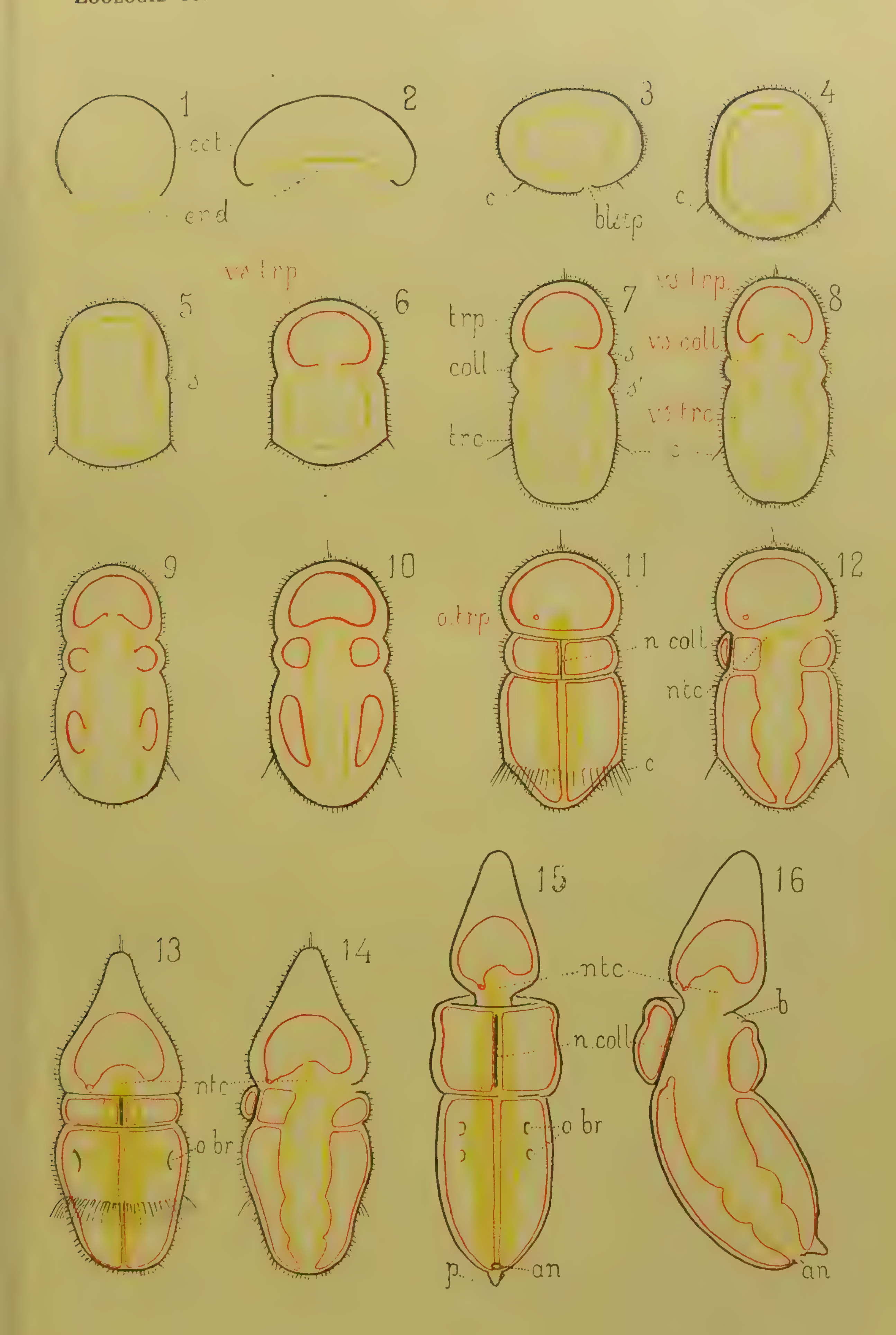
(*Balanoglossus*)

(TYPE MORPHOLOGIQUE)

Développement (*Suite*).

an., anus;
b., bouche;
blstp., blastopore;
c., anneau vibratile;
coll., collier;
ect., ectoderme;
end., endoderme;
n. coll., nerf collaire;
ntc., notocorde;
o. br., orifice des fentes branchiales;
o. trp., pore de la trompe;
p., papille adhésive;
trc., tronc;
trp., trompe;
vs. coll., vésicules cœlomiques du collier;
vs. trc., vésicules cœlomiques du tronc;
vs. trp., vésicule cœlomique de la trompe.

Fig. 1 à *16*. Stades successifs du développement avec indications des phénomènes internes.
Fig. 1. Blastula (im. Bateson).
Fig. 2. Formation de la gastrula (im. Bateson).
Fig. 3. Gastrula (im. Batason).
Fig. 4. Larve après la fermeture du blastopore (im. Bateson).
Fig. 5 et *6*. Formation de la vésicule cœlomique de la trompe (im. Bateson).
Fig. 7 à *10*. Formation des vésicules cœlomiques du collier et du tronc (im. Bateson).
Fig. 11. Vue dorsale de la larve montrant le pore buccal et l'apparition de la notocorde (im. Bateson).
Fig. 12. Coupe sagittale de la larve même au même stade que dans la figure 11 montrant la formation de l'ouverture buccale (im. Bateson).
Fig. 13. Vue dorsale de la larve au moment de la formation des deux premières fentes branchiales (Sch.).
Fig. 14. Coupe sagittale de la larve au même stade que dans la figure 13 (Sch.).
Fig. 15. Vue dorsale de la larve montrant la formation de nouvelles fentes branchiales, celle de l'anus et de la papille adhésive (Sch.).
Fig. 16. Coupe sagittale de la larve au même stade que dans la figure 15 (Sch.).


1
2
3
4
ect
end
c
blstp
c
5
6
7
8
s
vs trp
trp
coll
trc
s
s'
vs trp
vs coll
vs trc
c
9
10
11
12
o trp
n coll
ntc
c
13
14
15
16
ntc
o br
ntc
n coll
o br
b
p
an
an

corps (**7**, *fig. 8*) et bientôt après une seconde entre la première et l'anneau vibratile (*s'*.). Le corps se trouve alors divisé en trois segments qui représentent déjà, mais avec des dimensions relatives bien différentes, la *trompe*, le *collier* et le *tronc* du futur animal.

Au sommet de la trompe se forme un bouquet de poils sensitifs (*h.*). Dans le sillon intermédiaire à la trompe et au collier s'ouvre la *bouche* par simple destruction de la double paroi gastrulaire, sans stomodæum; l'*anus* se forme de la même manière à l'extrémité inférieure du tronc, au point où le blastopore s'était fermé. Avant même l'ouverture de ces orifices, l'embryon a rompu l'enveloppe de l'œuf et est passé à l'état de larve libre; mais son corps est trop lourd par rapport à la puissance de sa ceinture ciliaire pour qu'il puisse nager en pleine eau : il se meut au ras du fond [1].

A l'intérieur, dès le stade gastrula, l'embryon est formé de deux sacs emboîtés (**8**, *fig. 3*), l'ectoderme et l'endoderme. Le premier est formé d'une simple couche de cellules petites et finement ciliées, sauf au niveau de l'anneau ciliaire, où les cellules sont plus grandes et les cils plus forts. Le sac endodermique, formé aussi d'une seule couche de cellules, s'est trouvé divisé en trois parties par les deux étranglements qui ont déterminé les segments du corps.

La bouche se formant dans le sillon intermédiaire à la trompe et au collier, toute la portion du sac endodermique qui tapisse la trompe est préorale et étrangère au tube digestif futur (**8**, *fig. 12*). Cette portion représente le *cœlome de la trompe :* elle se sépare peu à peu du reste par un étranglement de plus en plus accentué (**8**, *fig. 8*, *vs. trp.*) et finit par s'en détacher complètement (**8**, *fig. 10*). Les portions du sac endodermique, qui tapissent le collier et le tronc, représentent à la fois le tube digestif et le reste du cœlome. Ce dernier se sépare de très bonne heure sous la forme de deux paires de vésicules latérales (**8**, *fig. 8*, *vs. coll.* et *vs. trc.*) comme chez les Chætognathes, suivant le type enterocœlien : la portion qui est dans le collier donne donc le *pharynx* et une paire de *vésicules cœlomiques pour le collier*, celle qui est dans le tronc, le reste du *tube digestif* et une paire de *sacs cœlomiques pour le tronc*.

Le sac cœlomique de la trompe se met de bonne heure en relation avec le dehors par un prolongement descendant latéro-dorsal gauche (**8**, *fig. 11*, *o. trp.*), tandis qu'à droite un prolongement semblable se forme, mais reste en cul-de-sac (**8**, *fig. 13*). Les sacs cœlomiques du collier égaux et symétriques entourent le pharynx et forment, en s'adossant, les deux *mésentères pharyngiens* qui, secondairement, se détruisent sur une partie de leur longueur.

Les deux sacs cœlomiques du tronc se comportent semblablement et forment de la même manière les *mésentères du tronc*. Le *diaphragme*

---

[1] Nous allons voir dans un instant que d'ordinaire il en est autrement et que les autres espèces ont une larve nageante, la *Tornaria*.

tronco-collaire résulte de l'adossement des sacs cœlomiques du collier et du tronc (**8**, *fig. 11*).

Les *muscles* et les *vaisseaux* sont des productions des vésicules cœlomiques au contact, soit de la peau, soit du tube digestif, soit d'un sac cœlomique voisin.

Le *système nerveux* se forme de très bonne heure par simple différenciation *in situ* dans l'épiderme (**8**, *fig. 11* et *12*, *n. coll.*). Seul, le cordon médullaire du collier gagne ultérieurement sa situation profonde en se détachant de la paroi du corps, soit par délamination de la couche profonde de l'épiderme, soit par invagination, à la manière du système nerveux des Vertébrés ([1]).

Nous avons été amené à faire connaître le développement des *branchies* pour expliquer leur structure (Voir p. 31 et suiv.). Nous n'avons à ajouter à leur sujet que ce qui concerne leur ordre d'apparition et la formation de leurs orifices expirateurs.

A la partie latéro-dorsale du sillon tronco-collaire se forme, de chaque côté, une petite invagination ectodermique (**7**, *fig. 11*, *o. br.*) qui s'enfonce vers le premier sac branchial et finit par s'ouvrir à son intérieur. Un autre diverticule du fond de cette invagination s'avance vers le cœlome collaire et s'ouvre à son intérieur. Cette dépression ectodermique s'allonge peu à peu vers le bas, au fur et à mesure que de nouvelles branchies se forment, et se met ainsi en communication successivement avec toutes, toujours en restant en retard de deux ou trois branchies par rapport aux dernières formées, qui existent d'abord à l'état de sacs clos avant de s'ouvrir au dehors.

Cette invagination donne ainsi naissance au *sillon branchio-génital*, où se trouvent tous les orifices branchiaux.

On voit par là qu'il est aussi inexact de dire que le cœlome collaire s'ouvre dans le canal de sortie du premier sac branchial, qu'il le serait de dire que ce canal s'ouvre dans le cœlome collaire. L'un et l'autre s'ouvrent à la fois dans un diverticule ectodermique commun. C'est par un déplacement secondaire que le canal collaire vient s'aboucher, anatomiquement, dans le canal de la première branchie ([2]).

Quant à la *notocorde*, elle se forme par une gouttière verticale de la

---

([1]) Il y a délamination dans le cas du *B. Kowalevskyi* qui est spécialement envisagé dans les descriptions précédentes, invagination dans le cas des autres espèces à larve *Tornaria* dont il va bientôt être question. Cette invagination a été déjà décrite à propos de la structure du système nerveux (Voir p. 44). Pour ce qui est de la délamination, chacun sait en quoi consiste ce processus. Ajoutons seulement qu'elle se produit sur une longueur très restreinte, en raison des faibles dimensions du collier au moment où elle a lieu. Le reste de sa longueur se forme pendant l'accroissement du collier en longueur, aux dépens d'une petite dépression infundibuliforme située à son extrémité supérieure et qui engendre, par une sorte d'invagination, le reste du cordon médullaire avec sa cavité centrale.

([2]) C'est seulement chez la *Tornaria* que ces derniers phénomènes ont été nettement reconnus (par T. H. Morgan). Les choses se passent très probablement de même chez la larve de *B. Kowalevskyi*, et en tout cas on est en droit de les attribuer au type morphologique.

partie dorsale du pharynx (**8**, *fig. 12, ntc.*) qui se sépare par étranglement progressif de la partie dorsale de l'organe, sauf en bas où elle s'ouvre à son intérieur, tandis que, dans le reste de son étendue, elle se trouve transformée par ce processus en un tube cœcal verticalement ascendant. Ce tube, s'accroissant par le haut, pénètre dans la cavité de la trompe en soulevant le feuillet péritonéal qui en tapisse le plancher.

L'animal ainsi constitué (**9**, *fig. 1* à *4*) diffère en somme fort peu du futur Balanoglossus. Il est arrivé à ce stade par une série de modifications graduelles. On peut à peine le considérer comme une larve, et l'on ne peut guère appeler métamorphose les changements qui ont encore à s'opérer en lui pour le transformer en un jeune Balanoglosse. Au stade à cinq paires de branchies (**9**, *fig. 4*) qui précède immédiatement la formation définitive de l'animal parfait, la trompe s'est rétrécie et pédiculisée, le collier s'est élargi, le tronc s'est considérablement allongé, la ceinture ciliaire qui correspondait à la partie moyenne du tronc a disparu depuis quelque temps déjà, et l'animal ne diffère de l'adulte, outre la taille, que par la présence d'un petit appendice conique (*p.*) orné de stries circulaires qui termine le tronc au delà de l'anus et qui sécrète un liquide adhésif au moyen duquel l'animal adhère au sol. Bientôt cette *papille adhésive* disparaît, et l'animal n'a plus qu'à développer ses *organes génitaux* qui se forment aux dépens d'éléments mésenchymateux d'origine sans doute mésodermique, qui s'accumulent à la place convenable entre le feuillet cœlomique pariétal et la peau, et dont nous avons fait connaître l'évolution en décrivant l'anatomie de ces organes.

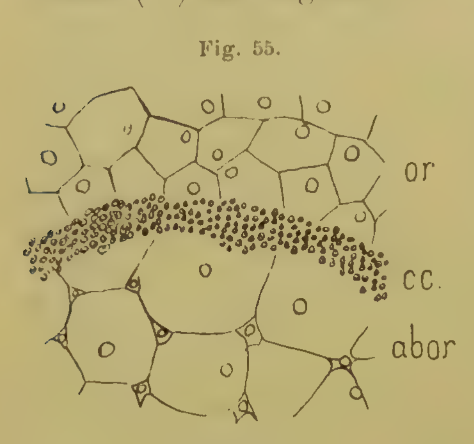
Le développement que nous venons de décrire est, à notre avis, le plus typique, car les caractères spéciaux des *larves* sont toujours surajoutés et engendrés par les nécessités d'une adaptation précoce à la vie libre. Mais il n'est pas le plus répandu puisqu'il ne se rencontre que chez une espèce, le *B. Kovalevskyi*. Toutes les autres ont une larve spéciale nageante appelée *Tornaria* et une métamorphose. Nous devons décrire cette larve et ces métamorphoses, mais nous n'insisterons que sur ce qui, dans ce développement indirect, diffère de ce que nous avons décrit à propos du développement direct de *B. Kovalevskyi* ([1]).

Les premiers phénomènes du développement de la *Tornaria* ne sont point connus. Au stade le plus jeune où on la connaisse, la larve est déjà

([1]) On n'est point absolument autorisé à affirmer que toutes les autres espèces ont une *Tornaria*, car aucune Tornaria n'a pu être rattachée à sa forme adulte. Il est extrêmement improbable que toutes les Tornaria connues correspondent à des Balanoglosses inconnus; mais il n'est pas impossible que certaines au moins des espèces connues d'Entéropneustes n'aient point de Tornaria et poursuivent comme *B. Kovalevskyi* un développement direct. La première Tornaria a été découverte en 1849 par J. Müller, qui l'avait prise pour une larve d'Echinoderme analogue à la *Bipinnaria*, à laquelle elle ressemble en effet beaucoup. On en connaît aujourd'hui sept espèces. C'est Metchnikov qui, juste vingt ans plus tard, découvrit les relations de la Tornaria avec le Balanoglosse.

éclose et mesure presque un tiers de millimètre. Elle diffère de celle du *B. Kovalevskyi* par la grande précocité du développement de son tube digestif qui est complet avec bouche, œsophage, estomac, intestin et anus et par la présence de *bandes ciliées* entourant la bouche tandis que l'anneau ciliaire transversal n'est pas encore formé (**10**, *fig.* A^1 à A^4). La larve est de forme ovoïde; l'*anus* est percé au pôle inférieur, la *bouche* (*b.*) est largement ouverte au milieu de la face ventrale et le *tube digestif* se rend de l'une à l'autre en dessinant un arc de cercle. La bouche occupe le milieu d'une *aire buccale* déprimée d'une étendue considérable relativement à la surface totale du corps et qui, partant du milieu de la face ventrale, s'étend sur les deux faces latérales dont elle occupe la plus grande partie, ne laissant en dehors d'elle qu'un *champ frontal* en avant et un *champ dorsal* en arrière, continu et comprenant le reste de la surface du corps (¹).

Fig. 55.

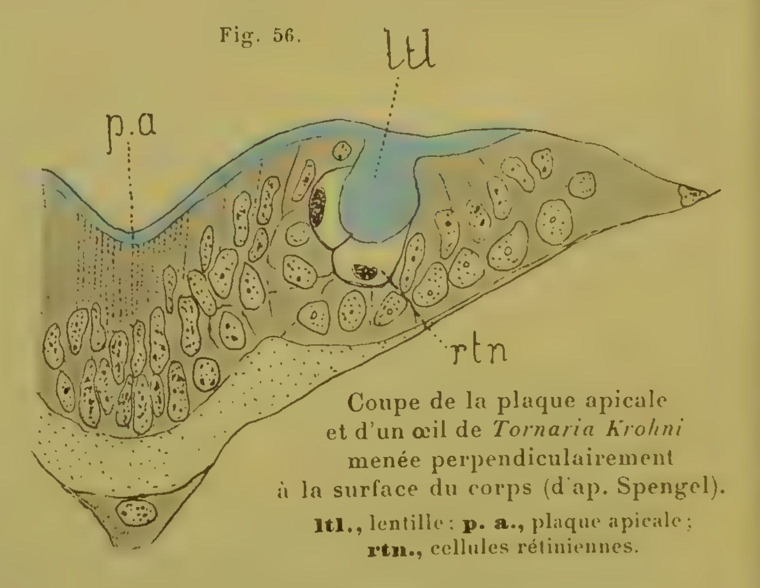


Morceau d'épiderme de *Tornaria* jeune (d'ap. Spengel).
or., région orale; **cc.**, couronne ciliaire; **abor.**, région aborale.

Cette aire buccale est formée d'un épiderme ectodermique (fig. 55, *or.*) sensiblement plus épais que le reste de l'épiderme, bien qu'il soit également formé d'une seule assise de cellules. Elle est entourée d'une bande ciliaire formée de cellules plus épaisses et fortement ciliées.

Cette bande ciliaire est en réalité formée de deux parties non continues entre elles : une *bande préorale* (**10**, *fig.* A^1 à A^4, *pr.*) qui entoure le champ frontal et qui forme une courbe fermée continue et une *bande postorale* (*pst.*) qui limite l'aire buccale du côté dorsal et du côté inférieur et dont les deux moitiés, au lieu de se souder l'une à l'autre au pôle apical du corps, restent là, séparées par un petit espace. Le pôle apical est occupé par une *plaque apicale* (fig. 56, *p. a.*), étroite zone épaissie de l'épiderme qui

Fig. 56.



Coupe de la plaque apicale et d'un œil de *Tornaria Krohni* menée perpendiculairement à la surface du corps (d'ap. Spengel).
ltl., lentille; **p. a.**, plaque apicale; **rtn.**, cellules rétiniennes.

(¹) Il ne convient pas d'appeler, comme on le fait souvent, ces champs *préoral* et *postoral*, car le *lobe préoral* de l'adulte, c'est-à-dire la trompe, correspond non seulement au champ frontal mais à une partie du champ dorsal.

HEMICHORDIA

(*Balanoglossus*)

(TYPE MORPHOLOGIQUE)

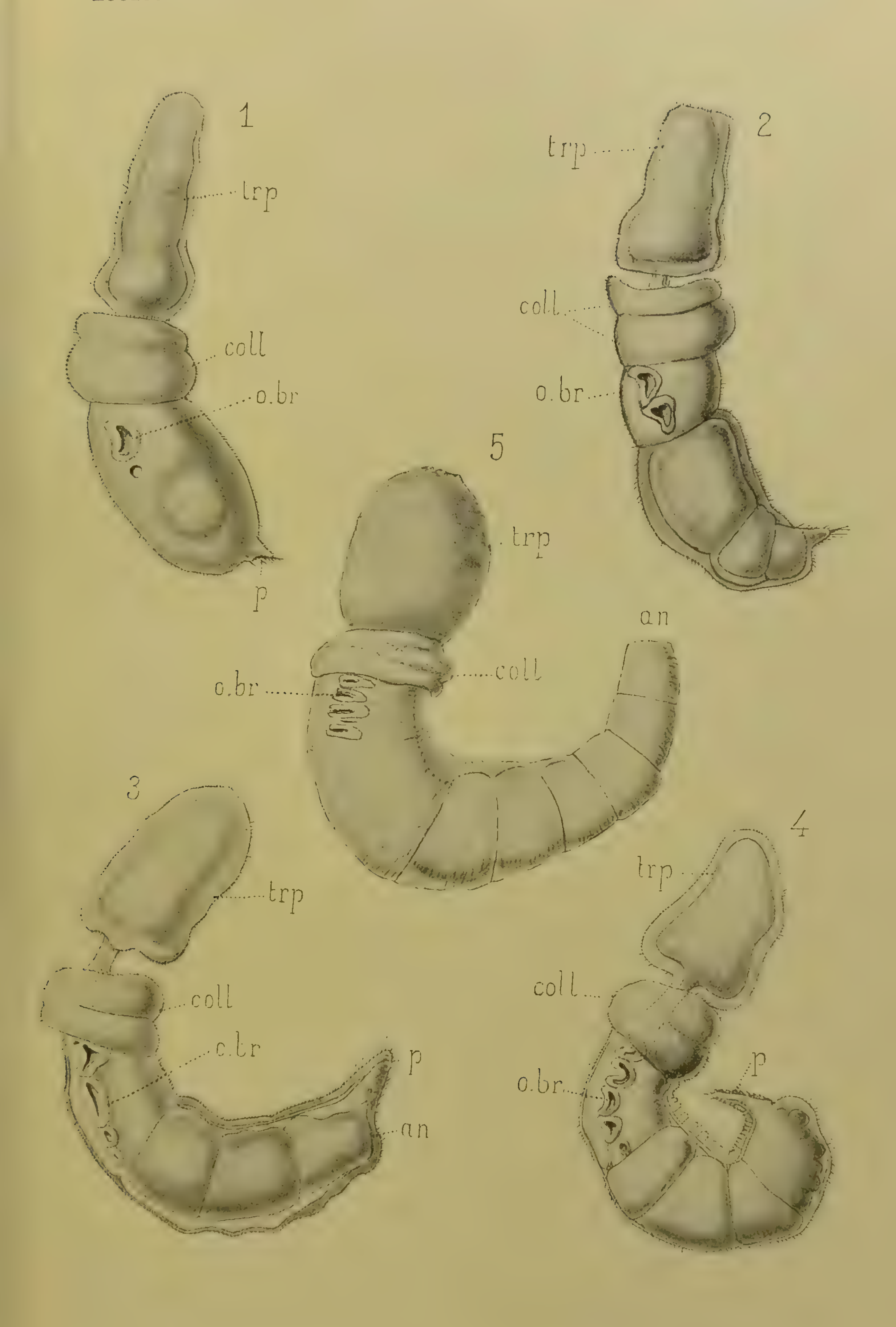
Développement.

(*Suite*).

an., anus;
coll., collier;
o. br., orifices des fentes branchiales;
p., papille adhésive;
trp., trompe.

Fig. 1 à *4*. Stades successifs de la larve jusqu'à l'ouverture de la cinquième fente branchiale (d'ap. Bateson).

Fig. 5. Jeune Balanoglossus après la disparition de la papille adhésive larvaire (d'ap. Bateson).


1
trp
coll
o.br
p
2
trp
coll
o.br
5
trp
an
coll
o.br
3
trp
coll
o.br
p
an
4
trp
coll
p
o.br

porte en son milieu un petit bouquet de poils tactiles et latéralement une paire de petits yeux en croissant, se regardant par leur convexité (fig. 57). La bande préorale se continue avec elle-même d'un côté à l'autre à la limite antérieure de la plaque apicale, tandis que les deux extrémités de la bande postorale viennent mourir à sa partie postérieure à côté l'une de l'autre après un court trajet antéro-postérieur [1].

Fig. 57.



Yeux de *Tornaria* (d'ap. Morgan).

A l'intérieur, outre le tube digestif formé d'une simple assise de cellules, on n'observe à ce moment d'autre organe que la *vésicule cœlomique de la trompe* (**10**, *fig. A*, *vt.*), en forme de tube disposé presque horizontalement, s'appuyant par son extrémité antérieure en cul-de-sac sur l'œsophage et s'ouvrant en arrière, au dehors par un pore latéro-dorsal gauche. Un filament musculaire s'étend d'un point voisin de son extrémité antérieure à la plaque apicale [2].

C'est par les transformations de sa forme extérieure que cette larve est surtout intéressante. Nous les exposerons donc d'abord, pour indiquer ensuite les particularités de son organogénèse.

Elle commence par grandir très rapidement. Son aire inférieure surtout s'allonge et se munit d'une *ceinture ciliaire transversale* très développée, homologue de celle qui existe chez la larve de *B. Kovalevskyi* (**10**, *fig. B*, *c.*). Elle est formée ici de quelques rangées de cellules (trois à cinq environ) plus grosses, saillantes, armées chacune d'un puissant flagellum que les réactifs dissocient en un pinceau de cils. C'est le principal organe locomoteur de la larve qui nage grâce à elle en pleine eau, le pôle apical en avant. La portion du corps qui vient au-dessous de cet anneau, aplatie ou à peine bombée, est percée de l'*anus* central ou excentrique et, dans ce cas, plus rapproché du côté dorsal.

La larve continue à grossir rapidement et modifie principalement ses bandes ciliaires pré- et postorale, qui s'accroissent beaucoup en longueur en développant de profondes sinuosités et se garnissent de tentacules (**10**, *fig. C*).

Partant de la ligne médiane ventrale au-dessus de la bouche, la *bande préorale* (*pr.*), après un court trajet latéral, se porte directement en haut, vers la plaque apicale. Au stade suivant, au moment d'atteindre le pôle apical, elle se détourne vers le bas et en avant et forme une profonde inflexion qui la ramène vers la bouche, sans l'atteindre, avant de gagner le pôle apical. Le diverticule ainsi formé se nomme le *sinus ventral* (*s. v.*) de l'aire buccale. Bien entendu, elle forme un autre sinus symétrique du côté opposé. La *bande postorale* (*pst.*) se comporte de même et forme de chaque côté un *sinus dorsal* (*s. d.*), symétrique du sinus ventral du

(1) Ces menues particularités ne sont peut-être pas constantes chez toutes les espèces.

(2) On observe chez certaines espèces des taches pigmentaires disséminées sur divers points de la surface et formées de cellules ectodermiques grosses, faisant relief, remplies de pigment.

même côté par rapport à un plan coronal (c'est-à-dire vertical transversal). Cette même bande forme en outre, de chaque côté, un *sinus inféro-dorsal* (*s. i. d.*) placé horizontalement au-dessous du sinus dorsal. Il peut se former aussi, aux dépens du bord inférieur de la bande postorale un petit *sinus inférieur* (*s. pst.*) vertical situé de chaque côté, au milieu des faces latérales, dans le plan coronal.

Après avoir formé tous ces sinus, la larve, continuant à grandir, développe tout le long de ses deux bandes ciliaires pré- et postorale des tentacules. Ces *tentacules* sont de simples refoulements en doigt de gant dans lesquels pénètre, non le cœlome, à peine ébauché à ce moment, mais le *blastocœle*, la cavité de segmentation. La bande ciliée ne revêt pas toute leur surface : elle monte, d'un côté, redescendant du côté opposé pour passer au tentacule suivant, laissant nues les autres parties de la surface qui regardent, l'une le sinus de l'aire buccale, l'autre le champ extrabuccal. Ces tentacules se forment d'abord dans les parties des bandes ciliées qui sont les plus voisines du pôle apical; c'est là que l'on trouve les plus gros et les plus âgés; les autres se forment successivement vers le fond des sinus dorsal et ventral.

En même temps, le long sillon que forme l'aire buccale avec ses sinus se rétrécit beaucoup par rapprochement de ses bords, par le fait que cette aire se déprime profondément et que sa paroi augmente d'épaisseur.

A cet état (**10**, *fig. D*), la larve qui n'a cessé de grandir et peut mesurer maintenant dans les grosses espèces jusqu'à 15 millimètres de diamètre, a atteint son maximum de développement. Elle a la forme d'un hémisphère ou d'une moitié d'ovoïde dont la base, plane ou légèrement bombée, est entourée de la couronne ciliaire transversale (*c.*) et porte l'anus à son centre ou en un point voisin du côté dorsal. Au pôle opposé est l'*organe apical* avec son bouquet de poils tactiles et sa paire d'yeux.

Fig. 58.



Coupe tangentielle de l'œil de *Tornaria Krohni* (d'ap. Spengel). **ltl.**, lentille ; **rtn.**, cellules rétiniennes.

Ces *yeux* sont formés par une invagination ectodermique en forme de croissant à concavité externe dont la cavité se remplit d'une substance cuticulaire jouant le rôle de *lentille*, tandis que les cellules qui en forment la paroi sont disposées radiairement (fig. 58), transparentes dans leur partie distale tournée vers la lentille, remplies de pigment à leur extrémité opposée. La surface latérale se montre parcourue par les sillons de la gouttière buccale avec ses sinus et par les bandes ciliaires avec leurs lobes et leurs tentacules, et toutes ces parties ont une direction générale divergente du pôle apical vers la base qui donne à la larve un facies radiaire des plus remarquables. Ce facies n'est pas seulement apparent : il est réel et s'étend à la biomécanique de l'animal : les sinus du sillon buccal et les tentacules

HEMICHORDIA

(*Balanoglossus*)

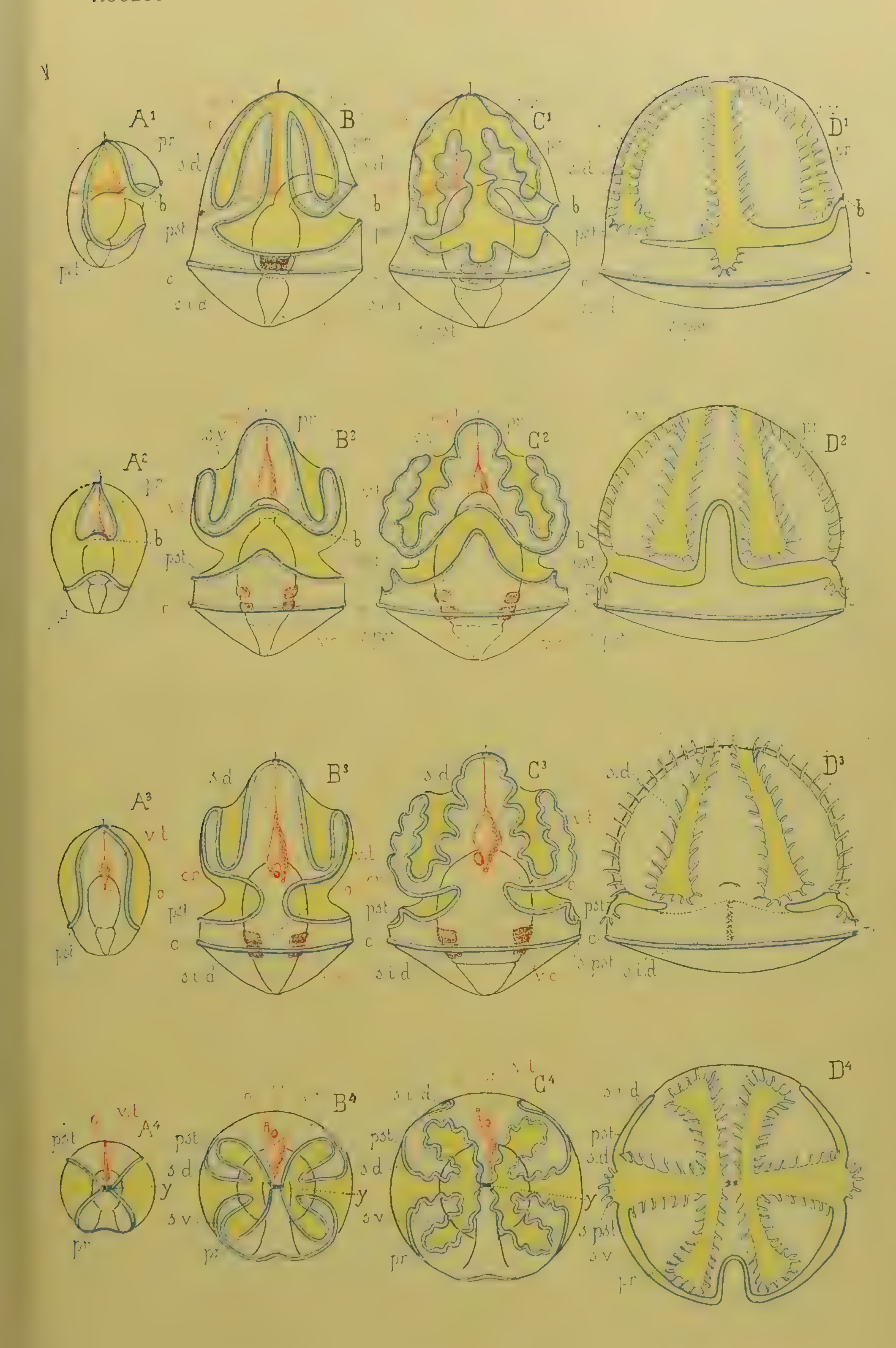
(TYPE MORPHOLOGIQUE)

(*Suite*).

Tornaria.

b., bouche;
c., ceinture ciliaire transversale;
cr., vésicule cardiaque;
mcl., filament musculaire reliant la vésicule cœlomique de la trompe à la plaque apicale;
o., pore de la trompe;
pr., bande préorale;
pst., bande postorale;
s. d., sinus dorsal;
s. i. d., sinus inféro-dorsal;
s. pst., sinus inférieur;
s. v., sinus ventral;
v. c., vésicules cœlomiques;
v. t., vésicule cœlomique de la trompe;
y., yeux.

A. B. C. D. Stades successifs du développement de la *Tornaria* (im. Spengel).
Les indices 1, 2, 3, 4, représentent les differents aspects de chacune de ces stades:
1 représente la vue du côté droit.
2 — — — ventral.
3 — — — dorsal.
4 — du pôle supérieur.


A¹
B
C¹
D¹
A²
B³
C²
D²
A³
B³
C³
D³
A⁴
B⁴
C⁴
D⁴

s'accroissent et se développent en direction radiaire centrifuge à partir du pôle apical. Par rapport à un plan coronal, toutes les parties de la larve sont aussi bien symétriques que par rapport au plan sagittal : deux organes seulement font exception : la bouche en avant, le pore de la trompe en arrière.

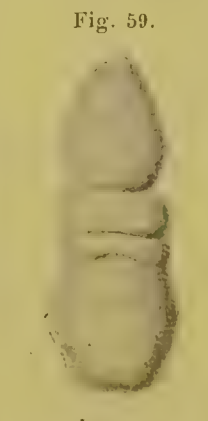
La larve est maintenant prête pour la métamorphose et, à partir de ce moment jusqu'à la formation du Balanoglosse achevé, non seulement elle ne va plus grandir, mais elle diminuera de taille absolue, bien que certaines parties puissent s'accroître aux dépens de la masse générale.

Brusquement, la partie du corps comprise au-dessous de la bouche grandit fortement, la face inférieure de la larve qui était à peu près plane se développe en une forte saillie conique, en sorte que l'anneau ciliaire transversal se trouve reporté presque au milieu de la portion infra-buccale; un profond sillon circulaire se dessine dans le plan transversal de la bouche, séparant toute la portion suprabuccale qui, dès maintenant, se détermine comme représentant la *trompe*. En même temps, les tentacules, réabsorbés par l'épiderme, disparaissent, et les bandes pré- et post-orale commencent à devenir moins distinctes et à s'atrophier. Quelques heures plus tard, on voit que la trompe s'est allongée, rétrécie à sa base et s'est rapprochée de sa forme future. A la base, sur le corps, se montrent deux lignes parallèles qui délimitent en elles une région transversale, premier indice du *collier*, tandis que tout ce qui est au-dessous formera le *tronc*.

A partir de ce moment, la ceinture ciliaire transversale commence à diminuer, ses cils affaiblis ne peuvent plus soutenir l'animal qui tombe au fond. Les bandes ciliées dorsale et ventrale achèvent de disparaître.

Pendant quelques heures encore, la taille continue à diminuer. En même temps, le collier se dessine sous la forme d'un étroit bourrelet circulaire, situé immédiatement au-dessous de l'étranglement péribuccal. Ce bourrelet semble interrompu au milieu du côté dorsal sur une faible largeur. Mais cette apparence tient seulement à ce que l'invagination du *cordon médullaire* se fait en ce point, précisément en même temps que se dessine le collier. Nous avons décrit à propos de l'anatomie de ce centre nerveux (Voir p. 44) comment se fait son invagination. Quand elle est achevée (mais cela n'a lieu que plus tard), la continuité du collier se rétablit à ce niveau. Pendant ce temps, les dernières traces des bandes pré- et postorales disparaissent sur la trompe et l'atrophie du cercle cilié transversal se poursuit.

Fig. 59.



Jeune *Balanoglossus* (d'ap. Morgan).

La phase critique de la métamorphose est maintenant achevée : l'animal (fig. 59), qui n'est en ce moment guère plus gros qu'au premier stade où nous avons commencé à l'étudier, s'enterre dans le sable et recommence à grandir.

Le reste des modifications de la forme extérieure se comprend sans

longues explications. La trompe achève de prendre ses caractères définitifs, le collier s'élargit et se développe au niveau de son bord supérieur au-dessus de la bouche de manière à former un infundibulum dont cet orifice occupe le fond; le corps s'allonge considérablement et, pendant quelque temps, se montre terminé par un singulier renflement inférieur dont on ignore la signification. Les dernières traces de l'anneau ciliaire transversal ne disparaissent qu'assez tardivement.

C'est précisément au moment où l'animal recommence à grandir que les premiers *sacs branchiaux*, qui avaient commencé à se montrer pendant la métamorphose s'achèvent et viennent s'ouvrir, ainsi que les *pores collaires* dans l'invagination ectodermique qui se produit immédiatement au-dessous du collier. C'est même chez *Tornaria* que ce développement a été spécialement étudié, et nous ne pourrions que répéter ici ce que nous en avons dit à propos de structure des branchies (Voir p. 31) et à propos du développement de la larve de *B. Kovalevskyi* (Voir p. 56).

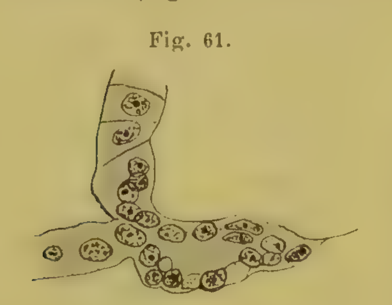
Fig. 60.

C

Coupe de l'épithélium stomacal de *Tornaria Krohni* (d'ap. Spengel).
c., cellule étoilée.

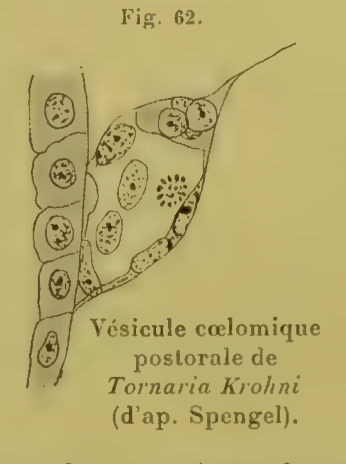
Les processus de l'organogénèse interne diffèrent en quelques points intéressants de ceux de cette dernière larve. Les divisions du tube digestif de la *Tornaria* ne correspondent point à celles de l'adulte : son *œsophage* correspond au *pharynx* et à l'*œsophage* de ce dernier, l'intestin à la portion terminale du *rectum*, tandis que le prétendu estomac (fig. 60) s'allonge beaucoup et forme l'*estomac* hépatique et tout le *tube intestinal*. Le *cœlome* du collier et du tronc se forment par un processus, sans doute dérivé du refoulement entérocœlien (fig. 61, 62 et 63), mais qui s'en écarte sensiblement surtout dans

Fig. 61.



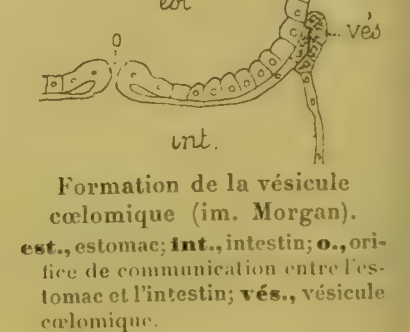
Vésicule cœlomique de l'intestin terminal de *Tornaria Krohni* (d'ap. Spengel).

Fig. 62.



Vésicule cœlomique postorale de *Tornaria Krohni* (d'ap. Spengel).

Fig. 63.

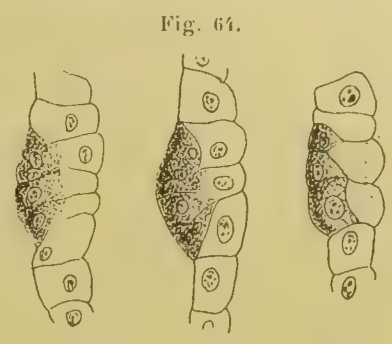


Formation de la vésicule cœlomique (im. Morgan).
est., estomac; **int.**, intestin; **o.**, orifice de communication entre l'estomac et l'intestin; **vés.**, vésicule cœlomique.

certaines espèces. En général, on voit se former de très bonne heure sur les parties latérales de la constriction circulaire qui sépare l'estomac de l'intestin une paire de refoulements qui correspondent aux évaginations entérocéliennes de *B. Kovalevskyi*, mais qui sont beaucoup plus restreints, communiquent beaucoup moins largement avec la cavité

digestive, s'en séparent presque dès leur formation ou même se constituent d'emblée à l'état de lame à deux feuillets entre lesquels n'existe qu'une cavité virtuelle sur le prolongement de celle du tube digestif. Même, dans la *Tornaria* de Bahama, récemment étudiée par Morgan, le premier rudiment du cœlome se présente sous l'aspect de cellules éparses ou rapprochées par petits groupes qui se constituent ensuite en vésicules paires dont l'origine première est peut-être endodermique (fig. 64), mais qui, en tout cas, ont passé par l'état intermédiaire d'éléments mésenchymateux, en sorte que l'on aurait le droit de dire qu'ici le cœlome est mésodermique et non endodermique, si ces distinctions avaient quelque valeur.

Fig. 64.

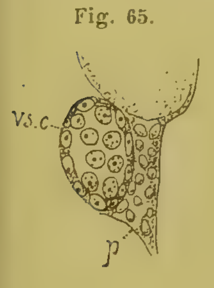


Formation des cellules entérocœliennes du collier (d'ap. Morgan).

Dans le cas des *Tornaria* ordinaires, le premier rudiment dont nous avons expliqué l'origine se constitue sous la forme d'une paire de vésicules latérales séparées du tube digestif, libres dans le blastocœle et qui tout de suite se divisent en deux autres, une inférieure pour le *cœlome du tronc*, une supérieure qui remonte vers le pharynx pour former le *cœlome du collier*. La suite du développement du cœlome est semblable à partir de là à celui des vésicules entérocéliennes de *B. Kovalevskyi*.

En ce qui concerne la trompe, on ne sait rien du développement de son cœlome, puisque sa vésicule cœlomique est toute formée chez la plus jeune larve que l'on connaisse. Mais on sait quelque chose, d'une façon bien incertaine, il est vrai, du développement de la *vésicule cardiaque* dont nous n'avons point parlé jusqu'ici, parce que c'est seulement chez *Tornaria* qu'on l'a observé.

Fig. 65.



Vésicule cœlomique et pore de la trompe de *Tornaria Krohni* (d'ap. Spengel).

On voit de très bonne heure apparaître dans le blastocœle de la trompe, à la partie inférieure de la face dorsale, sur la ligne médiane, immédiatement au-dessus du pore de la trompe (fig. 65), un petit amas de cellules groupées autour d'une minime cavité centrale. Les relations de cette vésicule avec l'ectoderme auquel elle est rattachée avaient porté à penser qu'elle provenait de ce feuillet. Mais Morgan, ayant observé un stade plus jeune chez la *Tornaria* de Bahama, trouve à ses cellules l'irrégularité de forme et de disposition des éléments mésenchymateux et fait de la vésicule un organe mésodermique, tandis que les observateurs précédents, en particulier Spengel, lui attribuent l'ectoderme pour origine. Il est possible qu'il y ait là une différence entre les espèces, mais il faut reconnaître que l'opinion de Spengel est moins solidement fondée que celle de Morgan.

Une fois formée, la vésicule cardiaque grandit et se place derrière

le diverticule pharyngien dont elle reste séparée par le sinus central, tandis que la vésicule cœlomique s'accroît tout autour d'elle et finit par la cerner complètement ainsi que les autres parties de l'organe central de la trompe. La musculature qui se développe à sa face ventrale a pour origine les cellules épithéliales de sa paroi. Tous les autres muscles du corps se formant de même à la face externe des vésicules cœlomiques, il se trouve que la vésicule cardiaque se comporte essentiellement comme les vésicules cœlomiques, ce qui porte à penser qu'elle doit avoir une origine semblable et leur correspondre morphologiquement. Il semble que l'on soit en droit d'admettre que la vésicule cardiaque forme la paire avec la vésicule cœlomique de la trompe, mais que ces deux parties sont devenues différentes, aussi bien dans leur développement que dans leur structure et dans leur rôle.

En ce qui concerne le développement du *glomérule*, du *squelette*, du *système circulatoire*, des *cavités périhæmale et péripharyngienne*, etc., etc., ce que nous avons dit en décrivant la structure de ces organes suffit à le faire comprendre.

Affinités.

Pour éviter des répétitions sans cela inévitables, nous étudierons ensemble à la fin du volume les affinités des Entéropneustes, de l'Amphioxus et des Tuniciers.

GENRES

Balanoglossus (Delle Chiaje, *emend.* Spengel) (**11**, *fig. 1*) qui, au sens large comprend l'ensemble des Entéropneustes, ne désigne plus, depuis la revision par Spengel, que les formes les moins différenciées du groupe, formes qui se distinguent surtout par des caractères négatifs. Il n'a pas d'appendices aliformes latéro-dorsaux, pas de diverticules hépatiques, pas de synapticules avec fentes branchiales, pas de mésentères latéro-dorsaux, pas de trabécules creux reliant le cordon médullaire du collier à l'épiderme dorsal, pas de cavités péripharyngiennes, sauf chez *B. Kovalevskyi;* sa musculature est faible partout, absente en bien des points (dans le tronc); sa vésicule cardiaque, son diverticule pharyngien, ne présentent point ces prolongements particuliers qu'on observe chez l'un ou l'autre des autres genres. Ses seuls caractères positifs sont la longueur des *crura* du squelette de la trompe, qui s'avancent jusqu'au bord inférieur du collier, et la disposition de ses fentes branchiales internes qui occupent la moitié dorsale d'un canal œsophagien non divisé; et encore ces deux caractères ne sont-ils pas décisifs, le premier se rencontre aussi chez *Schizocardium* et *Glandiceps*, le second chez *Glandiceps*. Notons comme particularité intéressante de certaines espèces du genre : la présence de deux pores à la trompe chez *B. Kupfferi* et le fait que chez *B. Kovalevskyi* le collier se prolonge en bas en un repli qui recouvre les premiers orifices branchiaux et détermine un rudiment de cavité péribran-

HEMICHORDIA

GENRES

Fig. 1. ***Balanoglossus Kovalevskyi*** (d'ap. Spengel).

Fig. 2. ***Glandiceps Hacksi*** (d'ap. Spengel).

Fig. 3. ***Schizocardium brasiliense*** (d'ap. Spengel).

Fig. 4. ***Ptychodera clavigera.***


4
3
2
1

chiale qui a été comparé à cette cavité chez l'Amphioxus et les Tuniciers (Cinq espèces; Mers de l'hémisphère Nord, sur les côtes de l'Europe et de l'Amérique, remontant très haut jusque dans la Mer Blanche).

Dolichoglossus (Spengel) n'est qu'un sous-genre du précédent comprenant les espèces *B. Kovalevskyi*, *B. Merechkovskyi* et *B. sulcatus*, et caractérisé par la grande longueur de sa trompe.

Glandiceps (Spengel) (**11**, *fig. 2*) n'a, non plus, ni appendices aliformes, ni diverticules hépatiques, ni synapticules, ni cavités péripharyngiennes, ni mésentères accessoires, ni trabécules au cordon médullaire du collier. Mais les caractères positifs ne manquent pas. Le collier est court, les *crura* du squelette sont longs et atteignent le bord inférieur du collier; la vésicule cardiaque se prolonge en haut en deux courtes cornes contenant un diverticule du sinus central; le diverticule péripharyngien se prolonge aussi en un long filament ascendant; les fentes branchiales occupent, comme chez *Balanoglossus*, la moitié dorsale de l'œsophage, sans constriction entre les portions alimentaire et respiratoire de ce conduit; il y a dans la paroi du tronc une couche de muscles circulaires en dedans de la musculature longitudinale; enfin, il existe des orifices œsophago-cutanés (Voir p. 29) et, chez *Gl. Hacksi*, dans la portion stomacale du tube digestif, un curieux *siphon* dorsal s'ouvrant à ses deux extrémités dans cette cavité (Voir p. 31, note) (Trois espèces; Méditerranée, Japon, Malaisie, Atlantique. C'est le seul genre que l'on ait rencontré à de grandes profondeurs: *G. Talaboti*, de 10 à 350 mètres, *Gl. Abyssicola* par 2 500 mètres dans l'Atlantique).

Spengelia (Willey) est, par la plupart de ses caractères, semblable au précédent, mais il a des synapticules aux fentes branchiales et présente en outre quelques caractères spéciaux fort curieux. Le sillon branchio-génital s'arrête un peu au-dessus des dernières branchies et est continué par une rangée de petits *cœcums cutanés* (fig. 65 *bis* et 65 *ter*), disposés à peu près symétriquement à droite et à gauche sur le prolongement des deux sillons branchio-génitaux. Ces cœcums sont en cul-de-sac, mais très profonds, et envoient entre les glandes génitales des ramifications qui circulent entre elles dans presque toute l'épaisseur de la peau. Les derniers pores branchiaux et une partie des pores génitaux s'ouvrent

Fig. 65 *bis*.

Spengelia (d'ap. Willey).
coll., collier; **p.**, orifices branchiaux; **sill. drs.**, sillon dorsal; **sill. lt. d.**, sillon latéro-dorsal ou branchio-génital.

Fig. 65 *ter*.

Spengelia (d'ap. Willey).
br., branchie; **gtx.**, organes génitaux; **mcl. d.**, muscles dorsaux; **mcl. l.**, muscles latéraux; **œs.**, œsophage.

au fond de ces cœcums; les pores génitaux accessoires s'ouvrent directement à la surface dans un espace où la musculature longitudinale est absente. Ces cœcums nous paraissent représenter un sillon branchio-génital se continuant très bas, et réduit, dans sa portion inférieure, à des saccules indépendants. Il n'y a pas de pores œsophago-cutanés. Le cordon nerveux du collier présente des rudiments de ces trabécules nerveux qui existent chez *Ptychodera;* mais ici ces trabécules n'atteignent pas la surface. Une couche nerveuse intra-épithéliale semblable à celle de l'épiderme se rencontre dans les parois de la bouche, du pharynx et jusque sur l'œsophage où elle se perd peu à peu. La portion alimentaire de l'œsophage est distincte de la portion branchiale et a la forme d'un sillon (Une seule espèce, dont on ne connaît qu'un échantillon mâle auquel manquait toute la partie inférieure du tronc; îles Loyalty) (*).

Fig. 66.

Schizocardium brasiliense.
Coupe sagittale de la trompe (d'ap. Spengel).
cœr., vésicule cardiaque; **coll.**, collerette; **cv. trp.**, cavité de la trompe; **mcl. dv.**, muscles dorso-ventraux; **mcl. l.**, muscles longitudinaux; **mcl. c.**, muscles circulaires; **ntc.**, notocorde; **sq.**, squelette; **vm.**, appendice vermiforme.

Schizocardium (Spengel) (**11**, *fig. 3* et fig. 66) se rapproche de *Glandiceps* par de nombreux caractères. Il n'a ni appendices aliformes, ni trabécules au cordon nerveux du collier, ni mésentères accessoires. Mais sa région hépatique est toute boursouflée de lobes dorsaux très apparents à l'extérieur; il a des cavités péripharyngiennes; les fentes branchiales occupent presque toute la hauteur des parties latérales du pharynx et sont munies de synapticules; il a, comme *Glandiceps*, au diverticule pharyngien un prolongement vermiforme qui atteint presque le sommet de la trompe, et, à la vésicule cardiaque, une paire de prolongements en forme de cornes, comme chez *Glandiceps* aussi, mais très longs. La cloison ventrale de la trompe monte très haut; les *crura* du squelette ne descendent que jusqu'aux deux tiers du collier. Les couches musculaires ont la même disposition que chez

(*) Nous recevons le mémoire de WILLEY [98] sur ce nouveau genre juste à temps pour l'introduire dans la liste des genres, et cela explique qu'il n'en soit pas tenu compte dans le reste de l'article.

Glandiceps; il y a des pores œsophago-cutanés, mais pas de siphon (Deux espèces, Amérique du Sud, Rio de Janeïro, Pisco).

Ptychodera (Eschscholtz) (**11**, *fig. 4*). C'est le plus anciennement connu (1825), le mieux caractérisé, le plus riche en espèces et celui qui atteint la plus grande taille. Il se distingue au premier coup d'œil par ses appendices aliformes dorsaux et par ses lobes hépatiques saillants sur le dos. Il n'a ni appendices vermiformes au diverticule pharyngien, ni prolongements en forme de corne à la vésicule cardiaque; les *crura* ne dépassent guère le milieu de la hauteur du collier. Le cordon nerveux du collier est rattaché à la face dorsale par un ou plusieurs trabécules; il y a une paire de cavités péripharyngiennes. La portion alimentaire et la portion branchiale du tube œsophagien sont séparées par une constriction longitudinale et ne communiquent que virtuellement par une fente dont les bords sont en contact; les fentes branchiales sont armées de synapticules. Il y a une couche musculaire circulaire externe dans la paroi du tronc, une paire de mésentères accessoires latéro-dorsaux et point de pores œsophago-cutanés (Dix espèces; Manche, Méditerranée, Atlantique, îles Bahama, îles Loyalty, Australie; les espèces des côtes de Bretagne sont le *Pt. sarniensis* [=*Pt. salmoneus*] et *Pt. clavigera* [= *Pt. Robinii*]).

Fig. 67.

Coupe transversale du corps de *Chlamydothorax erythræa* (d'ap. Spengel).

Spengel estime que *Ptychodera* dans la large acception où il est pris ci-dessus doit constituer non un genre, mais une famille [*Ptychoderidæ* (Spengel)] dans laquelle il distingue trois genres. Nous préférons les accepter simplement comme sous-genres et laisser de côté la famille proposée.

Voici ces sous-genres avec leurs diagnoses :

Ptychodera (*s. str.*) (Eschscholtz, *emend.* Spengel), à appendices aliformes peu développés et pores branchiaux externes ronds ou ovales (pour *P. minuta* et *P. sarniensis*);

Tauroglossus (Spengel), à appendices aliformes et pores branchiaux externes ronds ou ovales très développés (pour *P. aperta*, *P. clavigera*, *P. gigas*, *P. aurantiaca* et (?) *P. flava*);

Chlamydothorax (Spengel) (fig. 67), à appendices aliformes très grands, s'insérant très en avant sur la face ventrale pour recouvrir tout le dos et à orifices branchiaux externes allongés en forme de fente (pour *P. erythræa* et *P. bahamensis*).

2e Classe

CÉPHALOCORDES. — *CEPHALOCHORDIA*

[Leptocardes; — *Leptocardii* (J. Muller); — *Leptocardia* (Häckel); *Myelozoa* (I. Geoffroy Saint-Hilaire); — Pharyngobranches; *Pharyngobranchii* (R. Owen); — Cirrostomes; — *Cirrostomi* (R. Owen); Acraniens; — *Acrania* (Häckel) (1); — *Entomocrania* (Huxley) (2); *Amphioxini* (J. Müller) (3); — *Cephalochorda* (R. Lankester).]

(**Pl. 12 à 21** et fig. 68 a 120)

Les Céphalocordes ne comprenant qu'un seul genre (4), nous devons décrire ce genre monographiquement comme type du groupe. Son extrême importance, tant au point de vue de l'anatomie comparée que de la phylogénie, justifie l'étendue que nous donnons à son étude. Son vrai nom doit être *Branchiostoma* (Costa), car celui d'*Amphioxus* (Yarrel) est un peu postérieur (1836 au lieu de 1834). Mais ce nom d'Amphioxus est devenu si habituel, qu'il est presque impossible de le changer. Pour concilier ces exigences opposées, nous donnerons au représentant des Céphalocordes, le nom générique de *Branchiostoma* auquel il a droit et considérerons celui d'Amphioxus comme un *nom vulgaire* plus court, plus commode, plus connu, que nous nous permettrons d'employer sans l'écrire en italique.

Anatomie.

Extérieur. Orifices (**Pl. 12** à **17**). — L'Amphioxus se présente au repos sous l'aspect d'un petit être vermiforme. Pallas, qui le découvrit en 1778, l'avait nommé *Limax lanceolatus*. Il est long de 5 à 6 centimètres (parfois jusqu'à 8), large de 7 à 8 millimètres dans le sens dorso-ventral et comprimé de droite à gauche, en sorte que ses dimensions sont environ deux fois moindres dans ce sens que dans le sens dorso-ventral. Il est fusiforme, effilé aux deux bouts, d'où son nom d'Amphioxus, et c'est au milieu seulement qu'il présente la largeur de 7 à 8 millimètres. Sa couleur est un blanc laiteux demi-transparent. Sa peau, tout à fait transparente et à reflets légèrement irisés, laisse apercevoir ceux des organes internes qui sont opaques ou colorés. La consistance générale

---

(1) Häckel oppose sous ces noms l'Amphioxus aux autres Poissons et même aux autres Vertébrés, qui sont *Pachycardia* (à cœur massif et non tubuleux) et *Craniota* (dont la moelle se termine en haut par un renflement cérébral contenu dans une boîte crânienne).

(2) Huxley oppose sous ce nom l'Amphioxus aux autres Ichthyopsidés qu'il appelle *Holocrania*.

(3) *Amphioxini* et *Cirrostomi* sont les noms de la *famille* à laquelle appartient l'Amphioxus et sont subordonnés aux termes plus compréhensifs *Pharyngobranchii*, *Leptocardii*, etc.

(4) Voir aux *genres* des Céphalocordes (p. 131) pour les deux autres genres que l'on a proposés en outre de *Branchiostoma*.

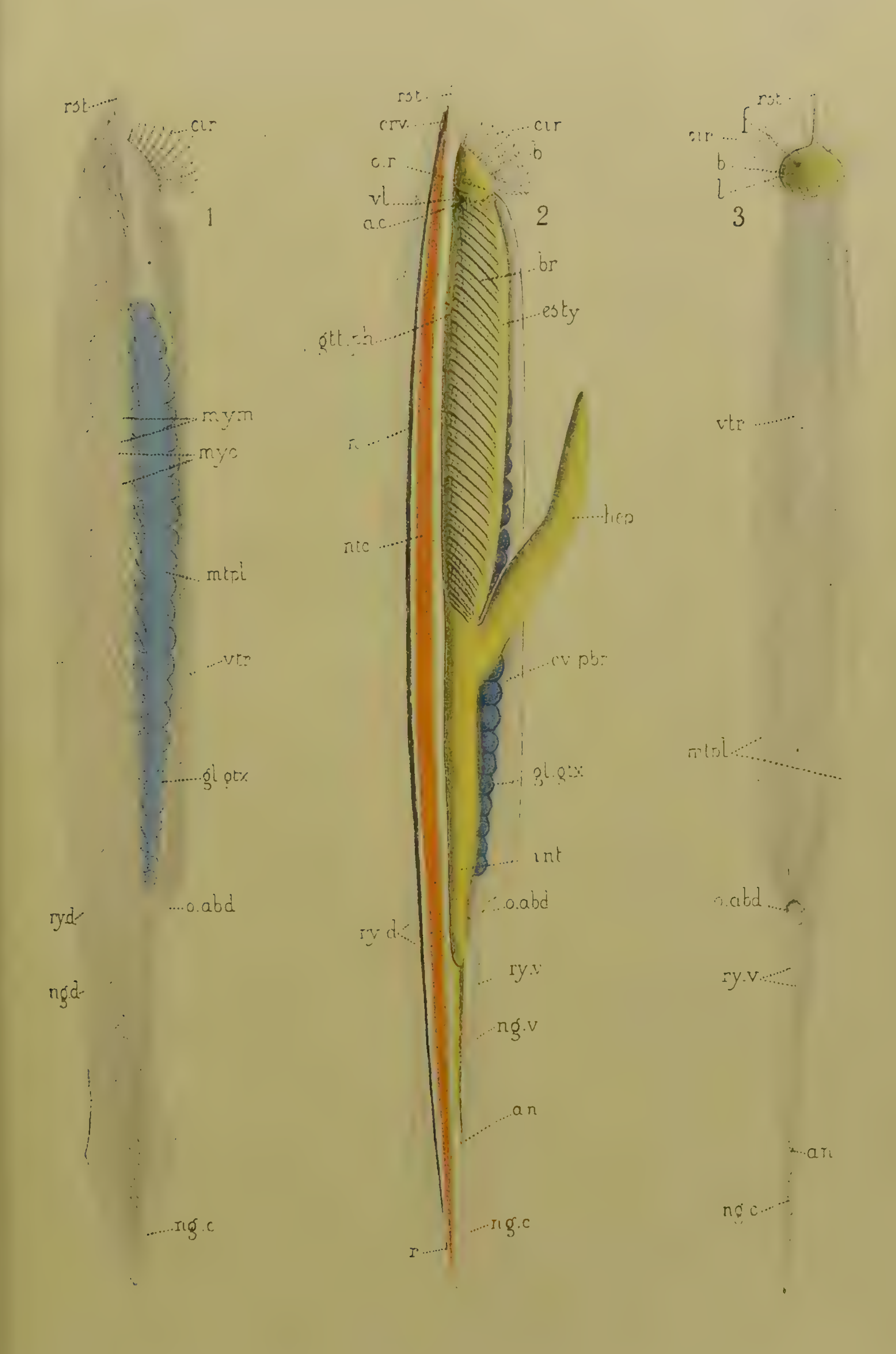
CEPHALOCHORDIA

(*Amphioxus*)

(TYPE MORPHOLOGIQUE)

a. c., arcs ciliés;
an., anus;
b., bouche;
br., branchie;
cir., cirres;
crv., vésicule cérébrale;
cv. pbr., cavité péribranchiale ou atriale;
esty., endostyle;
gl. gtx., glandes génitales;
gtt. ph., gouttière épipharyngienne;
hép., cœcum hépatique;
int., intestin;
l., nageoire impaire;
mtpl., métapleures;
myc., myocomme;
mym., myommères;
n., cordon nerveux dorsal;
ng. d., crête ou nageoire dorsale;
ng. c., nageoire caudale;
ng. v., nageoire ventrale;
o. abd., orifice abdominal;
r., renflement terminal du cordon nerveux;
rst., rostre;
ry. d., rayons de la nageoire dorsale;
ry. v., rayons de la nageoire ventrale;
vl., velum.
vtr., face ventrale plissée.

Fig. 1. L'animal vu du côté droit (im. R. Lankester).
Fig. 2. Coupe sagittale (Sch.).
Fig. 3. Aspect de la face ventrale (d'ap. R. Lankester).



1
2
3
rst
cir
mym
myc
mtpl
vtr
gl gtx
o.abd
ryd
ngd
ng.c
crv
c.r
vl
a.c
gtt.ph
ntc
b
br
esty
hep
cv pbr
int
ry d
ry.v
ng.v
an
r
l

est ferme, raide, élastique, en sorte qu'à le voir nager et plonger dans le sable, on songe à le comparer moins à un Ver qu'à un petit Poisson, et cette seconde impression est plus juste que la première, car il est en effet plus voisin des Poissons que des Vers.

Vu de profil (**12**, *fig. 1*), il a la forme d'un fuseau. En bas, il va en s'effilant progressivement, mais vers l'extrémité, il s'élargit brusquement pour se terminer en fer de lance, par une *nageoire caudale* (*ng. c.*), plate, élargie dans le plan sagittal. Vers le haut, il va aussi en s'amincissant, mais moins progressivement, et se termine par une extrémité plus brusquement coupée. Cette extrémité forme un *rostre* (*rst.*) à pointe mousse et très ferme au moyen duquel l'animal se fraye un chemin dans le sable.

Au-dessous de ce rostre et du côté ventral se trouve la *bouche* (**12**, *fig. 3*, *b.*), large orifice ovalaire toujours béant. Mais si elle ne peut se fermer, la bouche n'en est pas moins protégée par une bordure de petits prolongements tentaculiformes mobiles, insérés tout autour de ses bords et qui peuvent s'écarter pour laisser son entrée libre ou se croiser au-devant d'elle, la transformant en un orifice grillagé : ces prolongements, formant 12 à 15 paires, se nomment les *cirres buccaux* (*cir.*).

Tout le long de la ligne médiane du dos règne une *nageoire dorsale* (**12**, *fig. 1*, *ng. d.*), *limbus membranaceus* de Pallas, continue comme celle de certains Poissons, mais qui s'en distingue par son peu d'élévation et sa grande épaisseur à la base ; ce n'est pas, comme la dorsale d'un Poisson, une membrane mince brusquement implantée sur le dos, mais une crête épaisse et peu élevée, progressivement amincie de la base au bord libre. Le nom de *crête* lui conviendrait d'autant mieux qu'elle n'est pas mobile, et il en est de même des autres prétendues nageoires de l'Amphioxus ; mais on leur conserve le nom de nageoires par suite d'une assimilation, très justifiée d'ailleurs, avec les nageoires impaires des Poissons.

En haut, la nageoire dorsale devient de plus en plus large et massive et, contournant l'extrémité supérieure, forme ce que nous avons appelé le rostre, puis continuant son trajet, elle descend vers la bouche qu'elle contourne du côté droit, en sorte que, si cette crête représentait la ligne médiane morphologique, la bouche, quoique géométriquement médiane, se trouverait, en fait, appartenir au côté gauche du corps. On verra plus tard que cette supposition correspond à la réalité. En bas, la nageoire dorsale se continue avec la *nageoire caudale* élargie en fer de lance, et cette dernière se continue à son tour avec une *nageoire ventrale* (**12**, *fig. 2*, *ng. v.*) qui remonte le long de la ligne médiane antérieure. Mais la ventrale ne s'étend pas, tant s'en faut, tout le long du corps. Elle s'arrête brusquement un peu au-dessous du tiers inférieur du corps, au niveau d'un large orifice médian qui lui barre le passage. Cet orifice est le *spiraculum* ou *pore abdominal* ou *orifice atrial* ou *pore expirateur* (*o. abd.*) : c'est l'orifice de sortie de la cavité péribranchiale. En ce point, la nageoire ventrale cesse en effet, en tant que nageoire, mais elle se continue avec une formation paire de nature différente, les *métapleures* ou

replis latéraux (*mtpl.*). Ces derniers sont en effet, non plus des crêtes pleines, mais des replis cutanés creux (fig. 68, *mtpl.*) qui courent symétriquement le long des bords latéro-ventraux du corps, depuis la région buccale sur les côtés de laquelle ils se perdent jusqu'à la nageoire ventrale contre laquelle ils viennent buter après avoir contourné l'orifice expirateur.

Fig. 68.

Coupe transversale du corps d'un *Amphioxus* femelle dans la région de l'entonnoir atrio-cœlomique (d'ap. Ray Lankester).

atr. cœl., conduit atrio-cœlomique; **cn. mtp.**, canal lymphatique métapleural: **cœl.**, cœlome; **epph.**, gouttière épibranchiale; **esty.**, endostyle: **gn.**, gaine de la notocorde; **gtx.**, ovaire; **hpt.**, cœcum hépatique; **ly.**, canaux lymphatiques; **myo.**, myomère; **mcl. v.**, muscles ventraux; **mtpl.**, métapleures; **n. d.**, système nerveux dorsal; **ng. d.**, nageoire dorsale; **ntc.**, notocorde; **pbr.**, cavité péribranchiale; **ph.**, pharynx; **ry.**, rayon de la crête dorsale.

La portion de la paroi ventrale comprise entre ces deux replis est froncée, sillonnée de petits plis longitudinaux et aplatie de manière à former une *face* ventrale, en sorte que dans toute cette région la forme du corps, sur la coupe transversale, est celle d'un triangle isocèle dont la base plane est limitée par la saillie des métapleures, tandis que les côtés latéraux curvilignes viennent former en haut la crête dorsale.

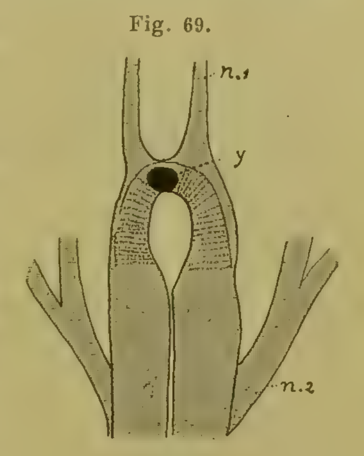
Au-dessous du pore expirateur, au contraire, la forme est celle d'un cornet aplati,

En raison de cette forme générale, on serait tenté de considérer comme une *queue* tout ce qui est au-dessous du pore expirateur. Ce serait à tort, car l'*anus* (**12**, *fig. 2* et *3*, *an.*) se trouve beaucoup plus bas, à une faible distance au-dessus de l'extrémité en fer de lance, asymétriquement placé à gauche de la ligne médiane, près de la nageoire ventrale.

En fait d'orifices il ne reste plus à signaler que le *pore olfactif* situé dorsalement sur le rostre, mais asymétriquement aussi et un peu à gauche, à peu près à moitié distance entre l'extrémité et le niveau du bord supérieur de la bouche. C'est l'orifice extérieur d'une petite cavité terminée d'autre part en cul-de-sac, et que l'on appelle la *fossette olfactive* ou *fossette de Kölliker*.

Non loin du pore olfactif on aperçoit sur la ligne médiane une *tache oculiforme* noire. Mais cette tache est située profondément sur les centres nerveux et ne se voit que par transparence, en sorte qu'elle ne fait point véritablement partie de l'extérieur (fig. 69, *y.*).

Fig. 69.



Amphioxus.
Aspect ventral du cerveau (d'ap. Langerhans).
n. 1, **n. 2**, 1re et 2e paires de nerfs; **y.**, tache pigmentaire.

Il faut signaler encore, comme caractère extérieur, un trait de la disposition des muscles latéraux du corps qui s'aperçoit nettement à travers les téguments. C'est que ces muscles, au lieu de s'étendre longitudinalement, sans interruption d'un bout à l'autre du corps, sont coupés en très nombreux (62 de chaque côté) segments transversaux empilés les uns sur les autres, comme les disques d'une pile de Volta. Mais ces segments, au lieu d'être plans et de rester dans un plan transversal, sont ployés en angle dièdre à sommet supérieur, en sorte qu'ils deviennent, pour l'observateur qui les regarde du dehors, une série de V emboîtés les uns dans les autres. On donne à ces lames musculaires le nom de *segments musculaires* ou *myomères* (**12**, *fig. 1*, *mym.*) et aux cloisons conjonctives qui les séparent celui de *myocommes* ou *myoseptes* (*myc.*). Ce que l'on voit du dehors, c'est le bord externe en V des myocommes et des myomères.

Il n'y a ni nageoires latérales, ni membres d'aucune sorte, et cette absence, n'étant pas, comme chez les Serpents, le résultat d'une atrophie secondaire, constitue, avec celle d'yeux pairs, de renflement cérébral, de mâchoires et de boîte cranienne, une série de différences remarquables par rapport aux Poissons parmi lesquels on a longtemps classé l'Amphioxus.

Disposition générale des organes et des cavités du corps. — Cet exposé préalable, toujours utile pour orienter le lecteur avant de passer aux détails de la structure, est ici absolument indispensable en raison de la complication très grande des cavités du corps; et il est impossible d'avoir une idée juste et nette de l'Amphioxus, si l'on ne comprend pas très bien les rapports de ses cavités. Aussi ne craindrons-nous pas de nous étendre

un peu sur ce chapitre : cela abrégera d'autant les suivants et rendra plus facile l'étude de l'animal.

De la bouche à l'anus s'étend un tube digestif rectiligne que l'on ne peut diviser qu'en deux parties vraiment bien distinctes, un énorme *pharynx* (12, *fig. 2*, *br.*) et un *intestin* (*int.*), à peu près d'égale longueur. Ce dernier va en s'effilant progressivement de l'extrémité inférieure du pharynx à l'anus, et ne présente aucune autre particularité remarquable qu'un vaste *cœcum hépatique* (*hep.*) qui, partant de sa partie supérieure, remonte le long du pharynx en avant et un peu à droite de ce dernier. Le pharynx, très long et très large, est percé sur ses parties latérales, à peu près comme chez *Schizocardium*, de *fentes branchiales* très nombreuses et très serrées, et si longues qu'elles ne laissent imperforées que deux étroites bandes médianes, une dorsale, la *gouttière épipharyngienne* (*gtt. ph.*) et une ventrale, la *gouttière hypopharyngienne* ou *endostyle* (*esty.*). En haut, ces deux gouttières sont réunies par une paire d'*arcs ciliés péripharyngiens* (*a. c.*), formant un anneau transversal autour de l'entrée du pharynx. Immédiatement au-dessus de cet anneau se trouve un diaphragme mobile, le *velum* (*vl.*), qui sépare la bouche du pharynx, disposé à peu près comme le voile du palais des Vertébrés supérieurs, avec cette différence qu'il occupe tout le tour de l'orifice bucco-pharyngien au lieu d'être limité à sa partie dorsale, et qu'il est découpé au bord libre en digitations.

Les fentes branchiales s'ouvrent en dehors, non à l'extérieur, mais dans une vaste cavité (*cv. pbr.*) qui entoure tout le tube digestif et où font saillie les organes attachés à la paroi du corps (reins, glandes génitales). Cette cavité a donc les dimensions, l'aspect, la situation, les relations d'une cavité générale, d'un cœlome. Ce n'est point le cœlome cependant, c'est la *cavité péribranchiale :* elle s'ouvre au dehors par le spiraculum (*o. abd.*) et évacue par cet orifice l'eau qui a pénétré à son intérieur par les fentes branchiales du pharynx (*br.*). La cavité péribranchiale ne fait pas tout le tour du pharynx et de l'intestin : en avant, ses deux moitiés communiquent l'une avec l'autre, mais dorsalement (13, *fig. 1*, *cv. pbr.*) elles sont séparées par un large mésentère qui rattache le tube digestif aux téguments. D'ailleurs, il ne faudrait pas se représenter ce mésentère comme formé par un simple adossement des deux membranes limitantes droite et gauche de la cavité péribranchiale. Il y a dans son épaisseur, qui est notable, une multitude d'organes très importants et dont la disposition est très compliquée. Il existe, en somme, chez l'Amphioxus comme chez les êtres auxquels on peut le comparer (Balanoglossus, Vertébrés, etc.), deux sortes de cavités : le *blastocœle*, reste de la *cavité de segmentation* ou cavité de la blastula, ordinairement réduit presque partout à des espaces virtuels, sauf autour des vaisseaux toujours situés à son intérieur, et le *gastrocœle* ou *cœlome* ou *cavité générale* (13, *fig. 2*, *cœl. g.*, et fig. 68, *cœl.*), formé, ici comme chez les autres Entérocéliens, d'un diverticule ou de diverticules multiples et plus ou moins fusionnés, de la cavité entérique

Pl. 13.

CEPHALOCHORDIA

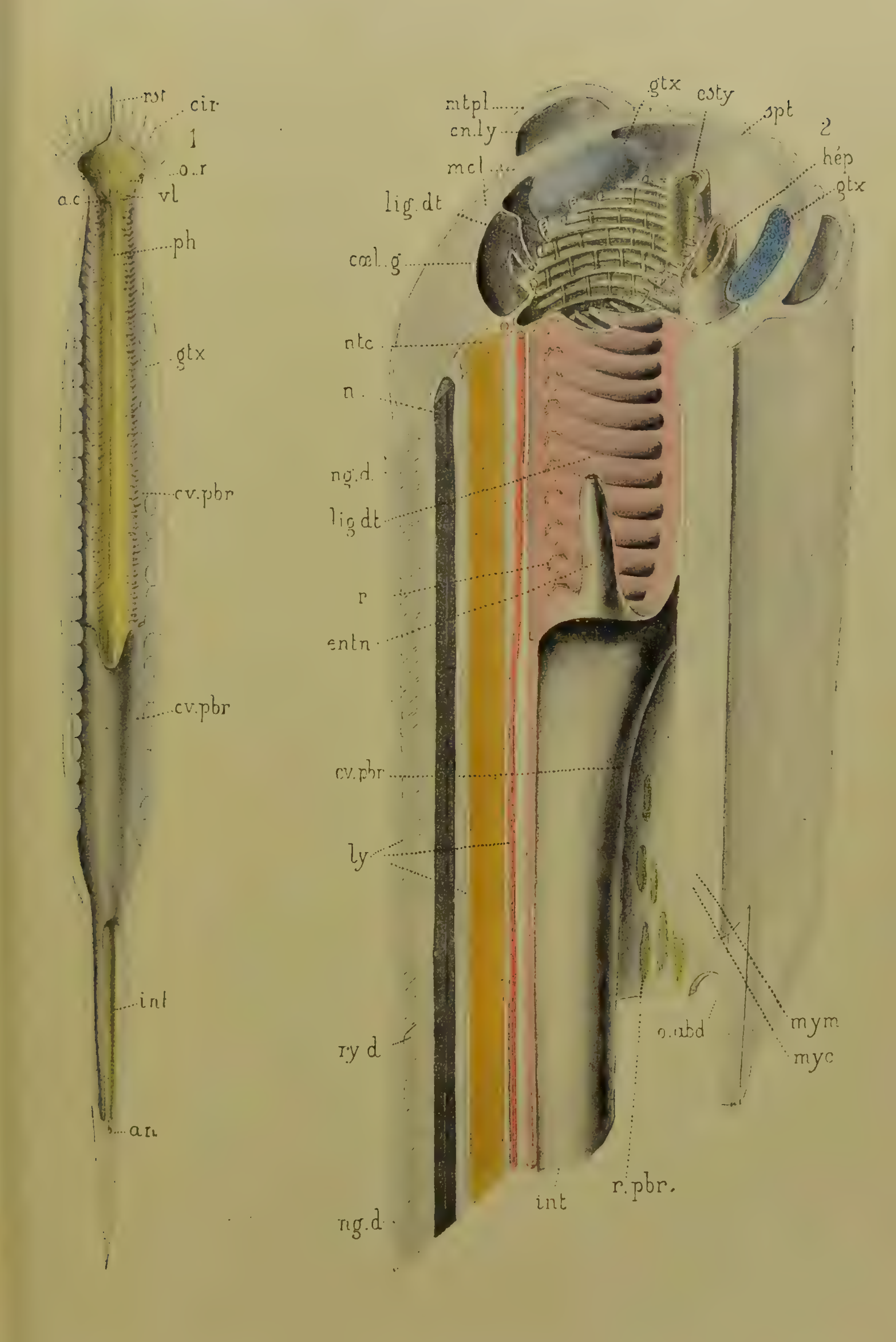
(*Amphioxus*)

TYPE MORPHOLOGIQUE)

(*Suite*).

a. c., arcs ciliés;
an., anus;
cir., cirres;
cn. ly., canal lymphatique métapleural;
cœl. g., cœlome gauche;
cv. pbr., cavité péribranchiale ou atriale;
entn., entonnoir atrio-cœlomique;
esty., endostyle;
gtx., glandes génitales;
hep., cœcum hépatique;
int., intestin;
lig. dt., ligament dentelé;
ly., espaces lymphatiques;
mcl., muscles;
mtpl., métapleures;
mgc., myocomme;
mym., myomère;
n., tronc nerveux dorsal;
ng. d., nageoire dorsale;
ntc., notocorde;
o. abd., orifice atrial;
ph., pharynx;
r., tubes néphridiens dans le cœlome;
r. pbr., reins épithéliaux de la cavité atriale;
rst., rostre;
ry. d., rayons de la nageoire dorsale;
spt., septum ventral intermusculaire;
vl., velum.

Fig. 1. Coupe longitudinale transverse passant en avant de la paroi de l'intestin (Sch.).
Fig. 2. Région moyenne du corps dans laquelle une tranche latéro-dorsale droite a été enlevée (Sch.).

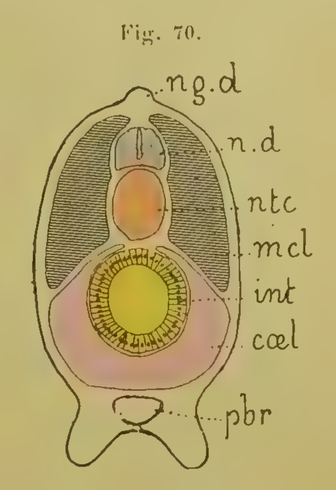

rst
cir
1
o.r
a.c
vl
ph
gtx
cv.pbr
cv.pbr
int
an
mtpl
cn.ly
mcl
lig.dt
cœl.g
ntc
n
ng.d
lig.dt
r
entn
cv.pbr
ly
ry.d
ng.d
gtx
csty
spt
2
hép
gtx
int
r.pbr.
o.abd
mym
myc

ou archentéron de la gastrula. Il s'y ajoute ici une troisième cavité, la *cavité péribranchiale*, et ce sont les rapports de ces trois cavités qu'il importe de bien faire comprendre.

Pour cela, supposons d'abord que l'Amphioxus n'ait ni fentes branchiales, ni cavité péribranchiale, et soit constitué sous ce rapport comme le Balanoglossus ou comme un Vertébré.

Nous aurons alors, entre le tube digestif et la paroi du corps, une vaste cavité, *entièrement close* et tapissée par le péritoine (fig. 70, *cœl.*). Comme il n'existe pas ici de mésentère ventral, ces deux cavités seront séparées du côté dorsal seulement par un mésentère étroit rattachant le tube digestif à la paroi dorsale du corps. Quant au blastocœle, il occupera tout l'espace compris entre l'épiderme et le péritoine, espace assez large mais presque entièrement comblé par les organes mésodermiques, muscles, vaisseaux, tissu conjonctif, etc., et réduit aux interstices irréguliers réservés entre ces organes. Ce blastocœle représentait en effet, chez la blastula, la cavité tout entière de cet embryon, sa cavité de segmentation ; lorsque s'est formée l'invagination gastrulienne, c'est aux dépens du blastocœle que la cavité archentérique s'est développée ; plus tard, lorsque le cœlome s'est constitué par des refoulements de l'archentéron, c'est encore en refoulant le blastocœle qu'il a grandi ; et quand enfin les tissus mésodermiques se sont formés, c'est encore dans cette cavité blastocœlienne qu'ils ont pris naissance aux dépens des cellules du péritoine primitif. A part les interstices entre les faisceaux musculaires et conjonctifs, interstices partout virtuels, le blastocœle n'a d'existence réelle que précisément entre les deux lames du mésentère dorsal et dans les joints où le péritoine, au lieu de s'appliquer étroitement à la paroi du corps ou du tube digestif, s'en écarte pour faire place à des vaisseaux. Ces points sont nombreux d'ailleurs, mais ne pourront être utilement indiqués qu'en décrivant l'appareil circulatoire.

Fig. 70.



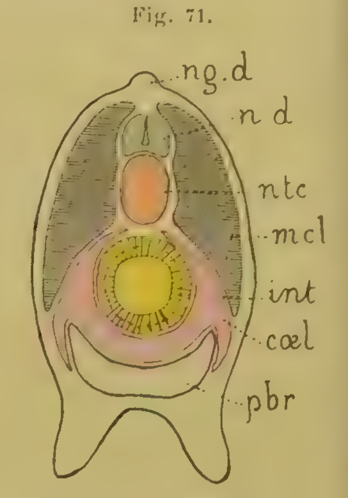
Coupe transversale schématique d'une larve d'*Amphioxus* montrant les rapports du cœlome et de la cavité péribranchiale (im. Willey).

cœl., cœlome ; **int.**, intestin ; **mcl.**, muscles ; **n. d.**, nerf dorsal ; **ng. d.**, nageoire dorsale ; **ntc.**, notocorde ; **pbr.**, cavité péribranchiale

Cela étant bien compris, supposons maintenant que la cavité péribranchiale se forme ; ou plutôt, formons-la nous-même en supposant que les tissus soient malléables et se laissent refouler à notre gré. Pour cela, appuyons une pointe mousse là où sera plus tard le spiraculum et refoulons la paroi du corps en haut et en avant dans la cavité générale. Nous produirons ainsi un petit cœcum (fig. 70, *pbr.*) qui représentera le premier rudiment de la cavité péribranchiale et dont l'orifice sera le spiraculum. Continuons à refouler ce cœcum jusqu'à lui faire envahir presque tout l'espace primitivement occupé par le cœlome : il arrivera ainsi à se mettre

en rapport avec les parois du corps et du tube digestif dans la plus grande partie de leur étendue (fig. 71, *pbr.*). Perçons maintenant les fentes branchiales et la cavité péribranchiale sera constituée (fig. 72, *pbr.*). Quant au cœlome (*cœl.*), il aura éprouvé de la part de la cavité péribranchiale le sort qu'il avait fait subir lui-même antérieurement au blastocœle. Il sera devenu virtuel partout où le refoulement péribranchial aura atteint la paroi du corps ou du tube digestif et sera resté réel, mais en tout cas très restreint, là où le refoulement péribranchial n'aura pas tout à fait atteint ces parois. Ainsi une aiguille piquant la paroi du corps ou la paroi digestive, peu importe, et arrivant jusqu'à la cavité péribranchiale rencontrera les couches suivantes : 1° l'épithélium épidermique ou digestif; 2° un espace blastocœlien partiellement ou totalement comblé par des couches conjonctives ou musculaires ; 3° la membrane péritonéale ; 4° le cœlome, réel ou virtuel, selon les points; 5° la membrane péritonéale; 6° un espace blastocœlien presque partout virtuel; 7° la membrane péribranchiale; 8° la cavité péribranchiale. Il ne resterait donc pour faire comprendre cette cavité qu'à faire connaître en quels points le cœlome a persisté à l'état de cavité réelle. Cette description trouvera mieux sa place à l'article spécial consacré à cette cavité et pourra être comprise à ce moment sans difficulté. Mais spécifions bien dès maintenant que le mode de formation de la cavité péribranchiale imaginé ici n'est pas du tout réel. Nous verrons au chapitre de l'embryogénie comment naît cette cavité.

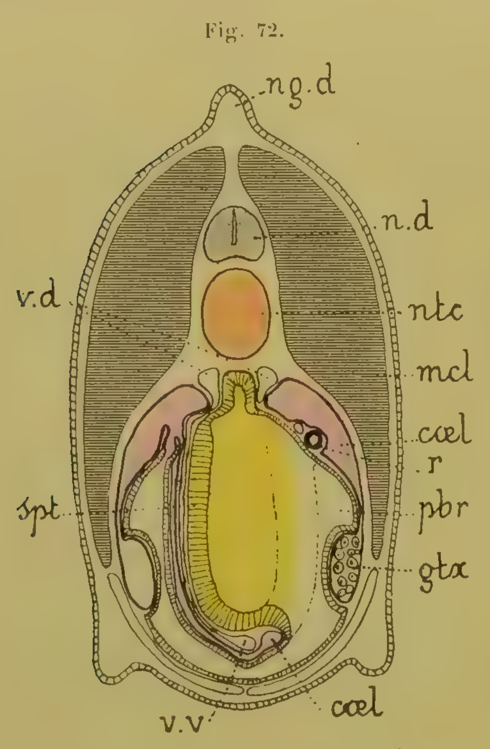
Fig. 71.



Coupe transversale schématique d'une larve d'*Amphioxus* plus âgée que dans la fig. 70 (im. Willey).

cœl., cœlome ; **int.**, intestin ; **mcl.**, muscles ; **n. d.**, nerf dorsal ; **ng. d.**, nageoire dorsale ; **ntc.**, notocorde ; **pbr.**, cavité péribranchiale.

Fig. 72.



Coupe transversale schématique d'un *Amphioxus* au niveau de la région branchiale (d'ap. Boveri).

cœl., cœlome ; **gtx.**, organes génitaux ; **mcl.**, muscles ; **n. d.**, nerf dorsal ; **ng. d.**, nageoire dorsale ; **ntc.**, notocorde ; **pbr.**, cavité péribranchiale ; **r.**, néphridie ; **spt.**, septa ; **v. d.**, vaisseaux dorsaux ; **v. v.**, vaisseau ventral.

En arrière du tube digestif s'étend, dans toute la longueur du corps, une longue tige squelettique, la *notocorde* ou *corde dorsale* (**12**, *fig. 2*, *ntc.*), qui se termine en haut en pointe obtuse dans le rostre, en bas en pointe plus fine dans la nageoire caudale. Autour de cette corde est une masse

d'un tissu conjonctif spécial appelé *substance squelettogène*, qui envoie de divers côtés, en dehors, des prolongements constituant une sorte de squelette périphérique. Parmi ces prolongements, les uns, courts et massifs, se portent dans la nageoire dorsale dont ils constituent les *rayons* de soutien; les autres, en forme de lames, se portent sur les flancs en dehors et constituent ces cloisons ployées en angle dièdre à arête supérieure que nous avons indiquées déjà sous le nom de *myocommes*, et qui segmentent les nappes musculaires longitudinales des flancs en *myomères* indépendants (**12**, *fig. 1*, *mym.*, *myc.*). Mais cette substance squelettogène et ses émanations ne constituent pas un système isolé et indépendant. Pour avoir une idée saine des choses, il faut se représenter les tissus conjonctifs et squelettiques de l'Amphioxus comme formant un ensemble continu dans tout le corps, tout à fait comparable au système des *membranes limitantes* que nous avons décrites chez le Balanoglosse, avec cette différence qu'ici c'est un tissu de cellules au lieu d'être une sécrétion anhiste des couches cellulaires voisines : cela constitue un perfectionnement histogénique comparable à celui que l'on rencontre en passant de la substance gélatineuse des Cœlentérés au mésoderme vrai des êtres plus hautement organisés. Ici donc, on trouve une substance conjonctive continue dans tout l'organisme, tapissant toute la face profonde de l'épiderme où elle est assez épaisse, se continuant de là jusqu'à la corde par les myocommes et les rayons des nageoires, s'insinuant partout entre les organes et descendant par le mésentère dorsal sur le tube digestif où elle est réduite à une couche insignifiante, sauf sous l'endostyle, au niveau des étroites cloisons qui séparent les fentes branchiales. Dans ces cloisons, en effet, elle s'épaissit en tigelles squelettiques formant, comme chez le Balanoglosse, le squelette de la branchie (**14**, *fig. 2*); les rayons des nageoires ne sont que des condensations squelettiques analogues mais moins accentuées et les myocommes sont aussi des condensations de même nature, mais qui gardent tout à fait le caractère de membranes souples. La transition entre ces condensations squelettiques et le tissu conjonctif général peut être, selon les points, brusque (tigelles branchiales) ou insensible (union des myomères avec le tissu sous-cutané). D'ailleurs, si l'on veut bien aller au fond des choses, cela n'est point spécial au Balanoglossus ou à l'Amphioxus, et les mêmes rapports existent chez tous les Vertébrés et la plupart des Invertébrés entre les organes squelettiques et la substance conjonctive diffuse dans tout le corps.

En arrière de la notocorde, entre elle et les rayons de la nageoire dorsale, règne un long *cordon nerveux* (**12**, *fig. 2*, *n.*) qui se perd en bas en pointe vers le bout de la nageoire et se termine en haut par une extrémité non renflée, à la base du rostre, sensiblement en deçà du bout de la notocorde. Ce cordon est contenu dans un *canal rachidien* creusé dans la substance squelettogène qui est située en arrière de la corde et forme là un étui comparable au rachis d'un Vertébré, avec les rayons de

la nageoire dorsale représentant les apophyses épineuses. Mais, à l'exception de ces rayons, cet étui est continu et nullement segmenté en parties comparables à des vertèbres.

Les *vaisseaux*, les *organes excréteurs* et les *masses génitales* forment des parties indépendantes, qui n'exercent pas une influence importante sur les relations des autres organes et sur la structure générale de l'organisme. Nous pouvons donc omettre pour eux cette présentation préalable et passer immédiatement à la description détaillée des organes.

Paroi du corps. — La paroi du corps comprend, en outre des parties habituelles (peau, muscles, squelette et péritoine pariétal), les membranes qui forment la paroi externe de la cavité péribranchiale. Mais ces membranes et le péritoine lui-même seront plus avantageusement décrits à propos des cavités qu'ils limitent. Aussi ne traiterons-nous ici que de l'épiderme, des tissus squelettiques et conjonctifs et de la musculature.

Fig. 73.

a b c

Amphioxus. Cellules de l'épiderme (d'ap. Langerhans)

a., cellules épithéliales; **b.** et **c.**, cellules sensitives.

Epiderme. — L'épiderme est formé d'une couche unique de cellules prismatiques (fig. 73, *a.*) non vibratiles, assez larges et modérément hautes, et munies d'un plateau cuticulaire assez épais percé de canalicules. L'ensemble de ces plateaux forme une cuticule continue. Entre ces cellules de revêtement s'en trouvent d'autres assez nombreuses, plus hautes et beaucoup plus minces, se continuant profondément par un prolongement filiforme avec les filaments nerveux sous-cutanés, et portant à l'extrémité opposée un court poil sensitif qui traverse la cuticule et fait saillie librement à la surface (*b. c.*). Sous l'épiderme se trouve une mince couche anhiste que la plupart des auteurs considèrent comme une basale, mais que Ray Lankester rattache aux couches conjonctives sous-cutanées dont nous allons maintenant parler.

Systèmes conjonctif et squelettique. — Nous avons expliqué plus haut comme quoi ce système forme un ensemble continu dans lequel on peut distinguer, en fait de grandes divisions : 1° un massif central renfermant la corde dorsale; 2° une couche périphérique sous-cutanée qui se retrouve, considérablement amincie, autour de l'épithélium pharyngo-intestinal; et 3° enfin, un système de lames rayonnantes allant du premier à la seconde et formé essentiellement par les myocommes et par les couches qui limitent la paroi du corps du côté des cavités centrales. La corde dorsale, centre de tout ce système, doit être décrite d'abord, et cela d'autant plus que, bien qu'ayant une tout autre origine embryogénique, elle fait anatomiquement partie du système squelettique.

Corde dorsale (fig. 74 et 75). — Pour bien comprendre la structure de cet organe, il nous faut anticiper un peu sur l'embryogénie et montrer comment elle se forme. Chez la larve très jeune, au stade de gastrula à peine achevée, on voit, aussitôt après l'apparition du premier rudiment du

CEPHALOCHORDIA

(Amphioxus)

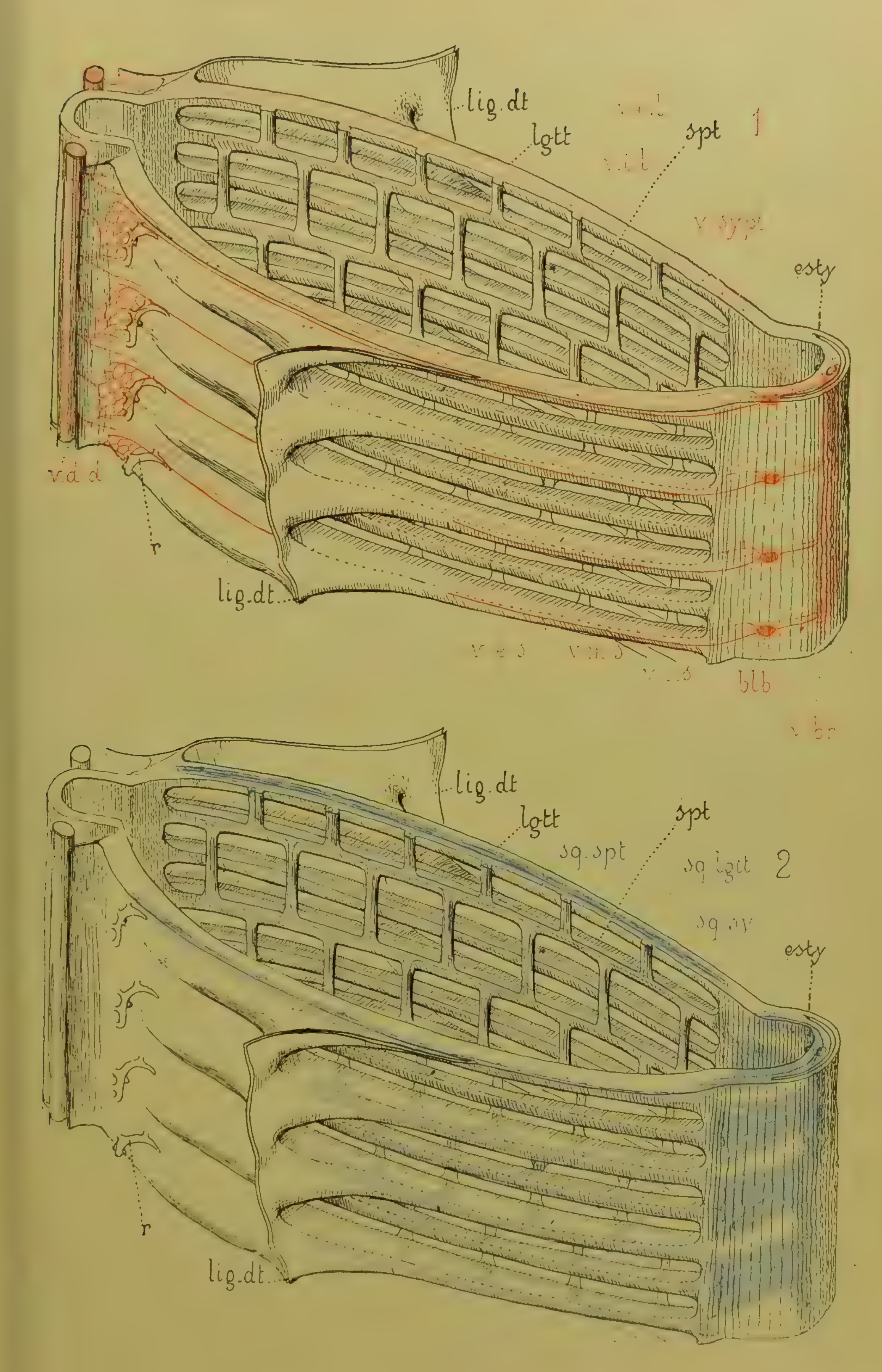
(TYPE MORPHOLOGIQUE)

(Suite).

blb., bulbilles;
esty., endostyle;
lgtt., languette;
lig. dt., ligament dentelé;
r., néphridies;
spt., septa;
sq. lgtt., squelette de la languette;
sq. spt., squelette de septa;
sq. sy., squelette des synapticules;
v. br., vaisseau ventral de la branchie;
v. d. d., vaisseau dorsal droit de la branchie;
v. e. l., vaisseau externe de la languette;
v. e s., vaisseau externe des septa;
v. i. l., vaisseau interne de la languette;
v. i. s., vaisseau interne des septa;
v. m. s., vaisseau médian des septa;
v. sypt., vaisseau du synapticule;

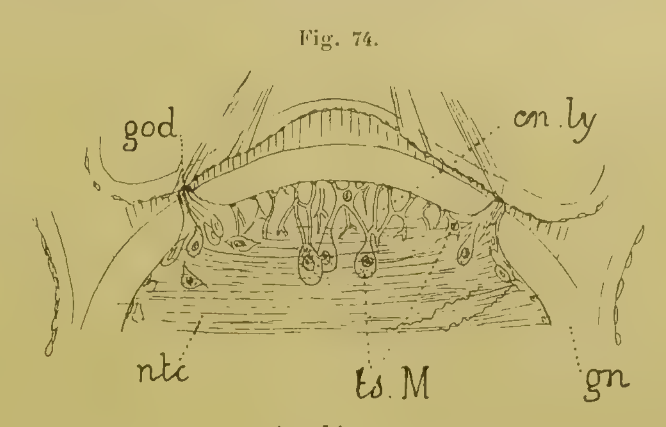
Fig. 1. Portion de la branchie montrant la disposition du système circulatoire (Sch.)

Fig. 2. Portion de la branchie montrant le squelette des arcs branchiaux et les plaques sous-endostylaires (Sch.).


lig.dt
lgtt
spt
1
esty
v.a.d
r
lig.dt
blb
lig.dt
lgtt
spt
sq.spt
2
esty
r
lig.dt

cordon nerveux dorsal, un refoulement se produire le long du bord dorsal de la vésicule archentérique. Ce sillon est longitudinal et s'étend dans presque toute la longueur de l'archentéron. Rapidement il se creuse, s'isole de plus en plus et finit par se séparer complètement de l'endoderme sous la forme d'un tube cellulaire situé dans le blastocœle, entre l'endoderme et la paroi dorsale de la paroi ectodermique du corps ou plutôt du cordon nerveux qui se constitue au même moment en ce point. La corde est donc d'abord un tube épithélial, d'origine endodermique, formé d'une seule couche de cellules et entièrement clos. Mais bientôt ses cellules chevauchent les unes sur les autres, s'allongent en travers et se disposent en un cordon plein, formé d'éléments qui, sur la coupe transversale, traversent toute la largeur du cordon d'un côté à l'autre et sont ainsi juxtaposés côte à côte les uns derrière les autres. Bientôt ces cellules subissent, comme chez le Balanoglosse, une dégénérescence vacuolaire très accentuée; leurs vacuoles deviennent très grandes, refoulent le noyau, se compriment les unes contre les autres et réduisent les parois cellulaires qui les séparent à de minces membranes tendues entre elles. Le tout prend alors un aspect réticulaire très semblable à celui que présenterait un vrai réseau dont les mailles seraient limitées par les parois des cellules et remplies par les vacuoles.

Fig. 74.



Amphioxus.
Coupe transversale de la région dorsale de la notocorde d'un jeune individu (d'ap. Rolph).

cn. ly., canal lymphatique dorsal de la notocorde; **gn.**, gaine de la notocorde; **god.**, godets; **ntc.**, notocorde; **ts. M.**, tissu de Müller.

Le tout est entouré d'une membrane anhiste assez forte constituant la *gaine* de la corde (fig. 74, *gn.*) et que l'on considère en général comme représentant la basale du tube épithélial, tandis que Lankester le rattache ici aussi au système conjonctif.

Les noyaux sont tous relégués à la périphérie, sous la gaine, surtout dans la moitié ventrale et au voisinage des deux canaux lymphatiques dont nous allons parler.

Fig. 75.



Amphioxus.
Coupe longitudinale de la notocorde (d'ap. Rolph).

god., godets; **ntc.**, notocorde.

La cavité cylindrique de la gaine n'est pas entièrement occupée par le tissu vacuolaire. Il règne tout le long des lignes dorsale et ventrale, entre la gaine et la masse centrale, un étroit canal de forme

lenticulaire sur la coupe transversale. Ce sont les *canaux lymphatiques* (*cn. ly.*) *dorsal* et *ventral* de la notocorde. Ces canaux sont occupés par un liquide lymphatique où flottent des filaments nucléés semblant provenir des cellules notocordales voisines, qui auraient formé ici une sorte de tissu conjonctif très lâche (*tissu* de Müller) (*ts. M.*) au lieu de prendre la disposition caractéristique des parties centrales. Moreau a décrit sous le nom de *godets* (fig. 74 et 75, *god.*) des perforations disposées symétriquement à droite et à gauche, métamériquement dans la longueur, qui feraient communiquer le canal lymphatique dorsal de la corde avec l'espace lymphatique où flotte le tube nerveux. Ces perforations ont été revues par Rolph, Langerhans, Schneider. Ray Lankester les nie ou plutôt les considère comme des cupules non perforées.

Ainsi composée, la corde constitue une baguette ferme et élastique, grâce à l'incompressibilité du liquide de ses vacuoles, qui forme un excellent soutien pour les tissus de l'animal. Nous avons vu qu'en haut elle s'étend jusqu'au bout du rostre, donnant à cet organe la rigidité dont il a besoin pour fouiller le sable.

Squelette conjonctif. — Considéré indépendamment de sa structure intime très curieuse et sur laquelle nous aurons à insister bientôt, le tissu conjonctif peut revêtir selon les points trois faciès : *membraneux*, *gélatineux* et *cartilagineux*.

Sous l'épiderme, on trouve, après la membrane dont la signification comme *basale* est contestée, une épaisse *couche gélatineuse* traversée par des filaments radiaires, puis une *couche membraneuse* à peu près de même épaisseur que la basale ; puis viennent les muscles.

Les *myocommes* et les lames qui doublent le péritoine sont formés par la variété membraneuse qui prend ici une consistance particulièrement ferme, demi-fibreuse, grâce à des fibres entremêlées à la substance fondamentale gélatineuse qui les forme ; ils se continuent en dehors avec la couche membraneuse interne de la peau.

Autour de la corde, s'accumule une masse considérable de tissu gélatineux dit squelettogène qui, non seulement entoure celle-ci d'une couche épaisse, mais forme au-dessus d'elle une haute crête médiane qui monte jusque dans la nageoire dorsale. Dans la base de cette crête règne un long canal prismatique triangulaire dans lequel est logé le cordon nerveux, et dans sa partie dorsale sont creusées de nombreuses petites cavités entièrement closes, superposées dans toute la longueur de ce bord et qui contiennent chacune un des *rayons de la nageoire*. Ces rayons (fig. 77, *ry.*) sont formés par une protubérance de tissu gélatino-fibreux très ferme qui part du plancher ventral de la loge correspondante et se dresse dans la cavité qu'il remplit en grande partie, laissant cependant tout autour et au sommet dorsal, entre elle et les parois, un espace notable rempli d'un liquide lymphatique. Un liquide semblable occupe l'espace entre le cordon nerveux médullaire et le canal neural.

Vu sur une coupe transversale, ce système présente une ressemblance

remarquable avec la coupe du rachis d'un Vertébré. Les parois latérales du canal neural simulent les arcs vertébraux, le canal neural a tout l'aspect d'un canal rachidien, et ce qui le surmonte figure une apophyse épineuse. Mais, ainsi que nous l'avons déjà fait remarquer, ce système n'est pas morcelé en fragments vertébraux distincts, seuls les rayons de la nageoire avec leurs cavités présentent une disposition métamérique. Ray Lankester en a compté 253.

De la face externe de la masse squelettogène péricordale partent, comme nous l'avons vu, les myocommes et les lames membraneuses qui doublent le péritoine et encerclent la grande cavité où sont les viscères.

Dans toute la région correspondant à la cavité péribranchiale, ces lames ne présentent rien de particulier et sous-tendent simplement la face ventrale du corps. Mais au delà du spiraculum, elles se rejoignent en avant, et se prolongent en une lame squelettique impaire qui forme à la nageoire ventrale un squelette semblable à celui de la dorsale et dans lequel sont creusées de même des cavités lymphatiques superposées, ici au nombre de 34, contenant chacune, non plus un, mais une paire de *rayons de la nageoire ventrale* (**12**, *fig. 3*, *ry. v.*) juxtaposés symétriquement. Dans la nageoire caudale et dans le rostre, le tissu gélatineux ne contient plus de rayons, mais il remplit l'espace contenu entre la peau et les organes voisins et forme dans ces parties une substance de remplissage qui, dans le rostre surtout, est assez ferme pour les soutenir efficacement.

Il y aurait encore à décrire ici le *squelette branchial* qui représente la variété cartilagineuse du tissu conjonctif; mais sa conception générale ne présente aucune difficulté, et les minutieux détails de sa structure anatomique trouveront mieux leur place à la description de l'appareil respiratoire.

Structure du tissu conjonctif. Myotome et sclérotome. — Quelle que soit la variété à laquelle il appartienne, le tissu conjonctif est formé comme toujours d'une substance fondamentale sans structure parcourue par des fibres et parsemée de cellules. Mais ici les éléments cellulaires ont une disposition particulière qui constitue un des traits les plus remarquables de la structure de l'Amphioxus et dont l'explication a été fournie par Hatschek.

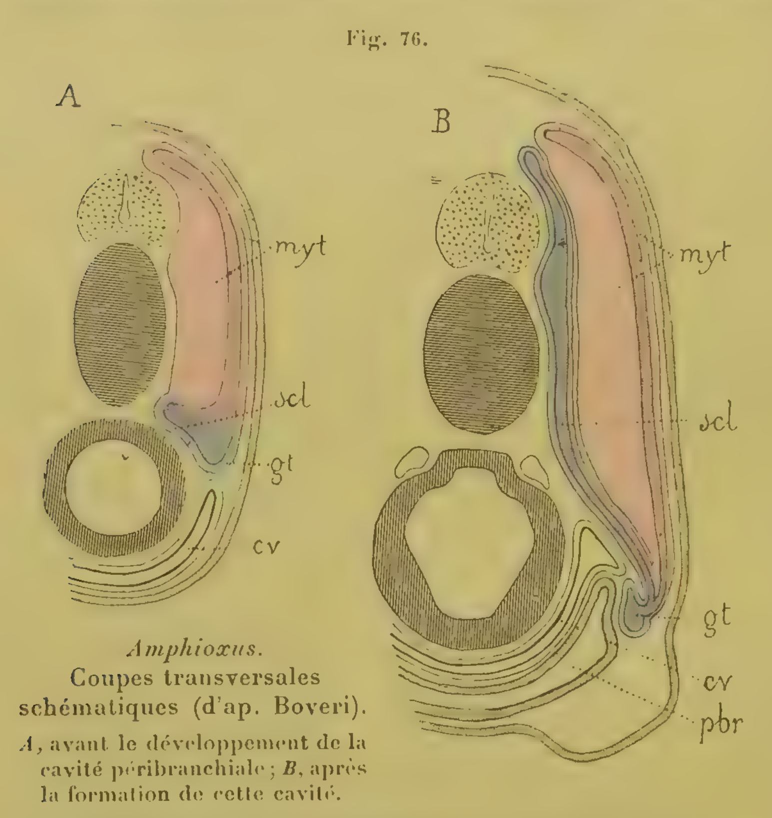
D'ordinaire, les éléments cellulaires sont irrégulièrement disséminés dans la masse du tissu conjonctif, et il n'en saurait guère être autrement étant donné son mode de formation embryogénique. Ce tissu se forme en effet, d'ordinaire, au moyen d'éléments mésenchymateux détachés de la paroi blastocœlienne des feuillets primitifs ou du mésoderme. Ces éléments n'ont aucune orientation définie et gardent en formant le tissu conjonctif la même irrégularité de distribution. Ici, il en est autrement. Il n'y pas d'éléments mésenchymateux libres (sauf sans doute pour former les vaisseaux et le sang), et les systèmes conjonctifs et même musculaires se forment aux dépens de diverticules

mésodermiques du péritoine qui ont au début et conservent toujours une disposition épithéliale régulière.

Pour bien comprendre cela, il est nécessaire, ici encore, de retracer rapidement l'origine embryogénique de ces parties.

Reportons-nous donc au moment où le cœlome est constitué et où ce qui reste du blastocœle est encore libre, sans nous occuper de la cavité péribranchiale qui n'intervient pas ici. Au stade où nous nous reportons, on trouve sous l'épiderme une vaste cavité contenant, dans le plan sagittal, en avant l'intestin, en arrière le tube nerveux et entre eux la corde, formant ensemble une cloison médiane complète. Les parties latérales sont occupées par deux vésicules épithéliales qui sont les sacs cœlomiques. C'est une structure commune à bien des embryons qui n'a rien d'exceptionnel et peut nous servir de point de départ. La portion de ce feuillet mésodermique qui tapisse la corde et le tube nerveux commence de bonne heure à se différencier pour former les muscles longitudinaux du corps, et, de bonne heure aussi, toute la portion dorsale de la vésicule correspondant à ces muscles et au feuillet non différencié qui leur fait face en dehors, se sépare du reste en une cavité close (fig. 76, *A*). On a alors tout le long du corps deux formations mésodermiques entièrement séparées, une ventrale qui représente le *cœlome* (*cv.*) et une dorsale que l'on appelle le *myotome* (*myt.*), dont la paroi interne s'épaissit beaucoup et se transforme en les muscles longitudinaux du corps, tandis que la paroi externe reste appliquée à l'épiderme et garde son caractère épithélial ; l'espace compris entre elles, c'est-à-dire la cavité du myotome, s'appelle le *myocœle*.

Fig. 76.



Amphioxus.
Coupes transversales schématiques (d'ap. Boveri).
A, avant le développement de la cavité péribranchiale ; *B*, après la formation de cette cavité.

cv., cavité générale ; **gt.**, gonotome ; **myt.**, myotome ; **scl.**, sclérotome ; **pbr.**, cavité péribranchiale.

Bientôt, cette vésicule myotomique envoie un diverticule (*scl.*) qui s'insinue entre la couche musculaire pariétale dérivée de son propre feuillet viscéral et les organes contre lesquels ce feuillet était précédemment appliqué, savoir : la corde et le cordon nerveux. Ce diverticule

(fig. 76, *B*, *scl.*) remonte jusqu'à la limite dorsale des muscles pariétaux où il rejoint le compartiment externe primitif du myocœle. On lui donne le nom de sclérotome.

Le *sclérotome* a donc, lui aussi, deux feuillets, un externe qui s'applique contre la face interne des muscles pariétaux et un interne qui s'applique à la corde et au cordon nerveux médullaire. On donne le nom de *sclérocœle* à la cavité du sclérotome. Le myocœle envoie aussi en avant un diverticule antéro-externe qui s'insinue entre la paroi du corps et le feuillet pariétal du cœlome, dans la région où se développeront plus tard les organes génitaux; laissons-le pour le moment de côté, nous verrons plus tard son évolution. Rien encore n'existe du système conjonctif ou squelettique, mais nous avons tout ce qu'il faut pour le former, car il va être engendré précisément par les feuillets épithéliaux du myotome et du sclérotome. Le feuillet externe du myotome donnera les couches sous-cutanées; le feuillet interne du sclérotome donnera la substance squelettogène entourant la corde et la moelle, tandis que le feuillet interne du myotome a déjà commencé à former les muscles pariétaux et que le feuillet externe du sclérotome s'applique à la face interne de ces mêmes muscles sans former là de tissu conjonctif.

En tout cas, le tissu conjonctif fourni par ces feuillets épithéliaux se forme du côté de ces feuillets opposé à la cavité qu'ils enclosent, c'est-à-dire au contact de l'épiderme d'un côté et contre la notocorde de l'autre, et cette cavité elle-même, refoulée par ces productions conjonctives, s'efface et devient virtuelle, par accolement de ses deux parois. Il résulte de là que les éléments cellulaires des couches conjonctives ne sont point mélangés à ces couches comme d'ordinaire, mais forment des nappes régulières parallèles à leur surface. Une aiguille piquant l'animal du dehors jusqu'au centre de la corde rencontre donc les couches suivantes : l'épiderme, la basale, les couches conjonctives sous-cutanées (une gélatineuse et une membraneuse), le feuillet externe du myotome, la cavité myocœlienne virtuelle, les muscles pariétaux (dépourvus naturellement de tout fascia propre), le feuillet externe du sclérotome, la cavité virtuelle sclérocœlienne, le feuillet interne du sclérotome, les couches squelettogènes, la gaine de la corde, et enfin la corde elle-même.

Ainsi se trouve expliquées les définitions singulières annoncées au début de cet article.

Pour compléter ces notions, il reste quelques indications à ajouter.

Il n'est pas certain que la cavité du sclérotome devienne complètement et partout virtuelle : on trouve, en effet, à son niveau des espaces irréguliers qui pourraient aussi bien être, soit des lacunes artificielles dues à l'action des réactifs, soit des espaces lymphatiques physiologiques, restes de sa cavité. Cette dernière alternative semble vraie, surtout pour certains de ces espaces qui se rencontrent presque constamment dans la

région céphalique. Il paraît démontré que les logettes lymphatiques où sont contenus les rayons de la nageoire dorsale sont des restes de l'angle dorsal du myocœle séparés secondairement du reste de la cavité, car on trouve une couche épithéliale qui les tapisse entièrement et que les rayons de la nageoire refoulent devant eux en s'en coiffant, lorsqu'un peu plus tard ils poussent du plancher central de ces cavités.

Enfin les myocommes sont aussi formés de deux feuillets épithéliaux séparés par une couche gélatineuse entremêlée de fibres, sécrétée entre eux. Ils proviennent des cloisons communes horizontales qui séparent les unes des autres les vésicules mésodermiques primitives superposées, cloisons qui se détruisent dans la portion ventrale de ces vésicules destinées à former un cœlome continu, tandis qu'elles se conservent dans la portion dorsale myocœlienne, entre les segments musculaires formés par les parois internes de ces vésicules.

Musculature. — Après ce que nous venons d'exposer, la description de la musculature devient bien facile.

Les muscles forment plusieurs systèmes dont deux seulement appartiennent à la paroi du corps, celui des muscles latéraux longitudinaux et celui des muscles ventraux transversaux.

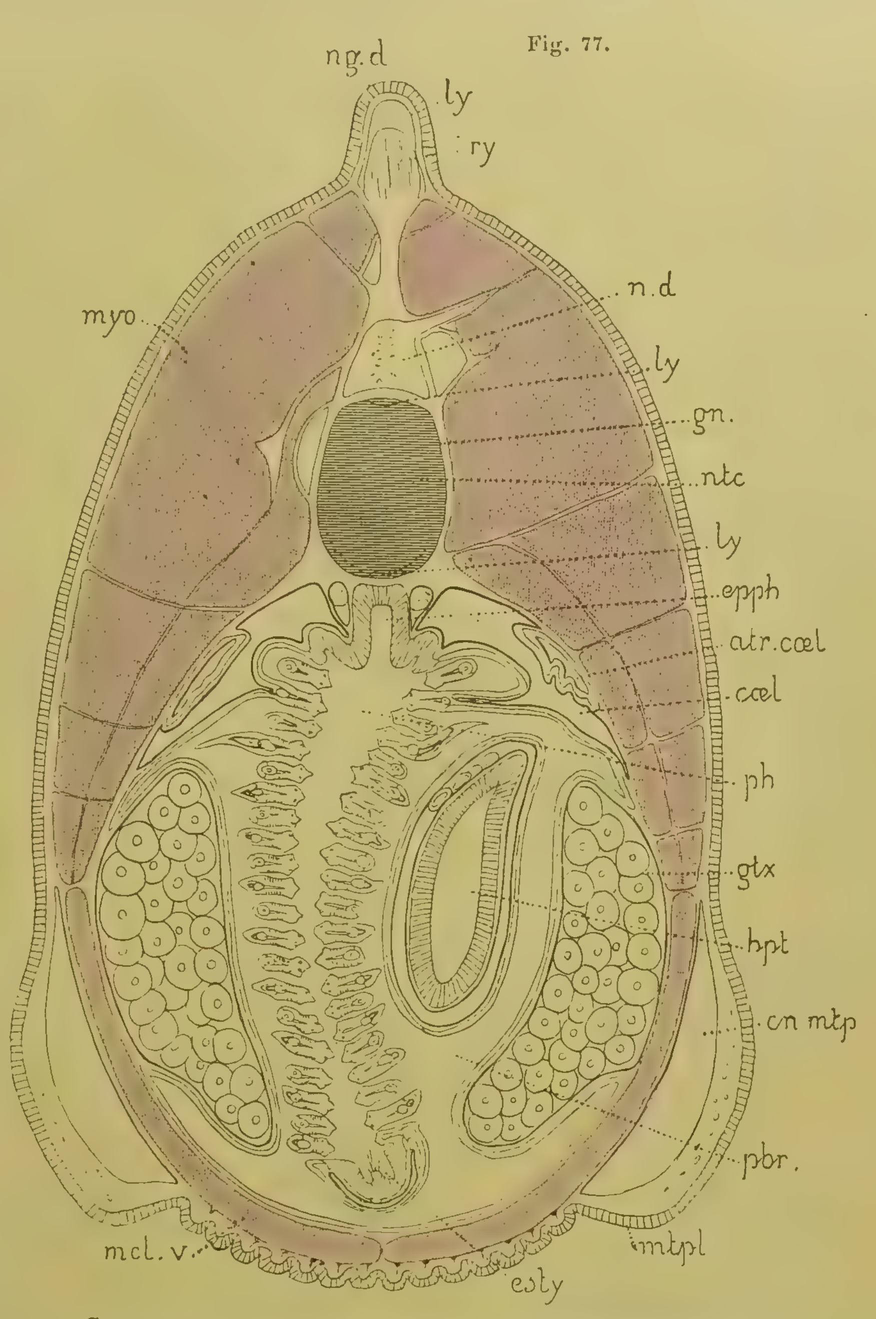
Les *muscles latéraux* (fig. 77, *myo.*) forment de chaque côté une puissante nappe qui recouvre toutes les parties latérales du corps, ne laissant à découvert que ses extrémités et ses bords. Ils se terminent en pointe aux deux bouts, un peu en deçà des extrémités, laissant à découvert les deux bouts de la notocorde. En arrière, ils s'avancent jusqu'à la base de la nageoire dorsale ; en avant, ils s'avancent moins loin, laissant à découvert à peu près un tiers de la surface latérale. Ils sont divisés en segments transversaux appelés *myomères* ou *myotomes* et séparés par les cloisons fibreuses déjà décrites sous le nom de *myocommes* (**12**, *fig. 1*, *myc.*). Leur disposition serait très simple, si les myocommes étaient placés et disposés en lames horizontales s'étendant de la couche squelettogène à la peau en restant dans un même plan transversal ; mais elle se complique quelque peu par le fait que ces cloisons sont ployées en angle dièdre à arête horizontale, transversale et tournée en haut, tandis que les faces de l'angle sont obliquement descendantes, l'une vers l'arrière, l'autre vers l'avant. Il en résulte que les myotomes sont emboîtés les uns dans les autres et que les coupes transversales rencontrent plusieurs myotomes et plusieurs myocommes. L'arête de l'angle dièdre correspond au milieu de la notocorde, en sorte que le plan antérieur ou ventral est sensiblement plus long que le plan dorsal.

Leur nombre est assez variable. Ray Lankester en a compté jusqu'à 62, d'autres spécimens adultes n'en avaient que 55. Ils sont donc beaucoup moins nombreux que les rayons des nageoires et ne leur correspondent pas. Bien plus, ils ne se correspondent pas exactement d'un côté à l'autre : ceux du côté gauche sont plus élevés de la hauteur d'un demi-segment et correspondent aux intervalles de ceux du côté opposé.

Les fibres musculaires sont dirigées, dans la plus grande partie de l'épaisseur des myotomes, verticalement, et vont de l'un à l'autre des myocommes limitant le myotome. Mais du côté interne se trouve une couche de fibres qui ont une direction oblique presque horizontale, continuant à peu près la direction des muscles ventraux dont nous allons parler.

Muscles ventraux. — Ces muscles (fig. 77, *mcl. v.*) sont situés à la face ventrale. En longueur ils s'étendent depuis la bouche jusqu'aux spiraculum; en largeur ils garnissent non seulement la face ventrale entre les métapleures, mais toute la partie antérieure des faces latérales que les muscles latéraux ne recouvrent pas. Ils sont disposés transversalement, en demi-cercles, et séparés par des cloisons conjonctives semblables aux myomères et allant de la couche conjonctive sous-cutanée à celle qui double la cavité péribranchiale. Mais ces segments musculaires ventraux

Fig. 77.



Coupe transversale du corps d'un *Amphioxus* femelle dans la région de l'entonnoir atrio-cœlomique (d'ap. Ray Lankester).

atr. cœl., conduit atrio-cœlomique; **cn. mtp.**, canal lymphatique métapleural; **cœl.**, cœlome; **epph.**, gouttière épibranchiale; **esty.**, endostyle; **gn.**, gaine de la notocorde; **gtx.**, ovaire; **hpt.**, cœcum hépatique; **ly.**, canaux lymphatiques; **myo.**, myomère; **mcl. v.**, muscles ventraux; **mtpl.**, métapleures; **n. d.**, système nerveux dorsal; **ng. d.**, nageoire dorsale; **ntc.**, notocorde; **pbr.**, cavité péribranchiale; **ph.**, pharynx; **ry.**, rayon de la crête dorsale.

sont plus nombreux que les myotomes occupant le même espace et ne leur correspondent pas. Les fibres musculaires ne forment pas un demi-cercle continu, étant interrompues sur la ligne médiane ventrale par un septum fibreux dépendant du système conjonctif. Les fibres s'attachent d'une part à ce septum, de l'autre à celui qui les sépare de la couche interne des muscles pariétaux qui continuent à peu près leur direction jusqu'à la corde dorsale, en sorte que leur ensemble équivaut à un système circulaire presque général. Tous ces muscles sont striés, formés de faisceaux non cylindriques, mais aplatis, rubanés, décomposables en fibrilles et dépourvus de myolemme.

Appareil digestif (**12**, *fig. 2*). — Cet appareil comprend la *bouche*, le *pharynx*, dans lequel nous ferons abstraction des fentes respiratoires, et l'*intestin*, dans lequel on peut distinguer sous le nom d'*estomac* la portion plus renflée qui donne naissance au *cæcum hépatique*.

Bouche (*b.*). — La bouche constitue une cavité ovoïde à grand axe vertical, largement ouverte en avant et se continuant en bas avec le pharynx dont elle est séparée par un diaphragme spécial, le *velum* (*vl.*). Son pourtour est limité par un rebord saillant (**12**, *fig. 3*, *l.*) qui en haut se continue avec le prolongement de la nageoire dorsale réfléchie sous forme de crête autour du rostre; ce prolongement passe au côté droit de la bouche, la contourne tout entière, et revient se terminer près de son point de départ. Dorsalement, elle est limitée par une voûte sur laquelle la partie supérieure de la notocorde détermine une saillie. Ses parties latérales sont formées par deux replis membraneux, sortes de joues soutenues par les cartilages buccaux [1].

Fig. 78.



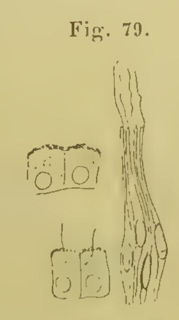
Amphioxus. Cartilages buccaux (d'ap. J. Muller).

Ces *cartilages buccaux* (fig. 78) sont formés par deux tigelles arquées en demi-cercle et de forme légèrement conique, qui s'appuient l'une sur l'autre à l'extrémité inférieure de l'orifice buccal et se terminent à l'extrémité opposée de manière à dessiner ensemble un cercle complet, ou plutôt un ovale à grand axe vertical. Ils sont formés l'un et l'autre de petits segments superposés comme ceux de l'antenne d'un Insecte, et chaque segment porte une tigelle qui pénètre dans un cirre buccal et lui sert de squelette. Il y en a donc autant que de cirres, c'est-à-dire 12 à 15, parfois jusqu'à 20 de chaque côté; chaque article est continu avec sa tigelle cirrifère, tandis qu'il est uni par du tissu conjonctif aux deux articles voisins. Toutes ces pièces sont formées

[1] Lankester donne à la bouche ainsi définie le nom de *capuchon* (*oral hood*), considérant comme vraie bouche l'orifice central du velum, par la raison que cet orifice correspond à la bouche embryonnaire et que le capuchon se forme par un bourgeonnement ultérieur des replis épipleuraux formateurs de la cavité péribranchiale. Mais n'en est-il pas de même pour la bouche de tous les Vertébrés, qui se forme secondairement par des bourgeons nés sur les bords de la bouche primitive ?

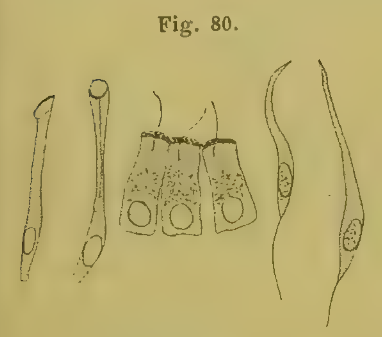
par la variété cartilagineuse du tissu conjonctif général, formant ici une lame immédiatement sous-jacente à l'épithélium du rebord de la bouche et des cirres. Les cirres sont réunis à leur base par une sorte de palmature. L'*épithélium* buccal cilié (fig. 79 et 80) revêt seulement la cavité buccale et les faces internes des cirres. Les faces externes de ceux-ci sont garnies de cellules semblables à celles de l'épiderme général; leurs faces latérales sont garnies de papilles sensitives, de moins en moins saillantes de la base au sommet et formées de trois sortes de cellules, les unes simples, très hautes, les autres ciliées, les dernières munies d'un poil sensitif. A l'intérieur, la cavité buccale est tapissée d'un épithélium prismatique vibratile dont les cellules sont assez larges et ne portent chacune qu'un seul cil, en sorte que le revêtement ciliaire n'est pas très dense. Il en est ainsi du moins pour la partie supérieure de la cavité buccale. Dans la partie qui avoisine le velum, les cellules n'ont aussi qu'un seul cil, mais très développé, et elles sont beaucoup plus étroites, en sorte que ces cils sont, au contraire, serrés les uns contre les autres. La transition de ces deux variétés d'épithélium ciliaire est tout à fait brusque et dessine une ligne nette dont la direction générale est circulaire, parallèle à l'insertion du velum, mais dessine des festons très accentués. Le mouvement ciliaire est très actif le long de cette ligne festonnée et donne lieu en ce point à une illusion bien connue qui lui a fait donner le nom d'*organe rotateur*.

Fig. 79.



Amphioxus. Cellules de l'épithélium de la cavité buccale (d'ap. Langerhans).

Fig. 80.



Amphioxus. Cellules des cirres buccaux (d'ap. Langerhans).

Tous les cils battent vers l'orifice pharyngien.

L'appareil des cirres est pourvu d'une *musculature* spéciale formée de deux muscles : un *externe* (fig. 81, *mcl. e.*), disposé en demi-cercle autour de la moitié inférieure du cadre buccal et passant en dehors de la base des cirres; un *interne* (*mcl. i.*), situé dans la palmature et allant d'un cirre à l'autre tout le tour du cadre buccal.

Fig. 81.

mcl.e
mcl.i
mcl.vl

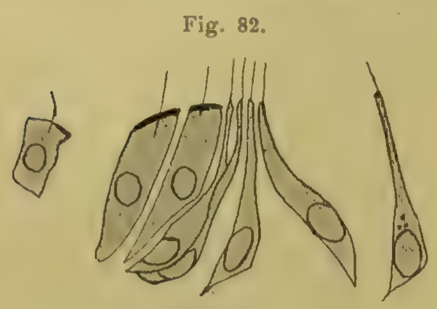
Amphioxus Muscles de la bouche et du velum (d'ap. Langerhans).

A la voûte dorsale de la cavité buccale, un peu à droite de la saillie médiane déterminée par la notocorde, se montre une dépression, la *fossette de Hatschek*, à laquelle on pense pouvoir attribuer des fonctions sensitives, bien que la structure de son

épithélium ne fournisse aucune indication en faveur de cette manière de voir.

Le *velum* appartient plutôt à la bouche qu'au pharynx, car il est inséré au pourtour de l'orifice buccal primitif de l'embryon. C'est un diaphragme membraneux dont l'orifice interne se prolonge en digitations. Normalement, son bord libre est dirigé en entonnoir vers le pharynx. Les deux faces sont revêtues de cellules à un seul cil (fig. 82) et ses digitations sont pourvues latéralement de boutons sensitifs (¹). Il est pourvu d'un *sphincter* musculaire interrompu du côté ventral et entremêlant ses fibres, de ce côté, avec celles du muscle externe des cirres.

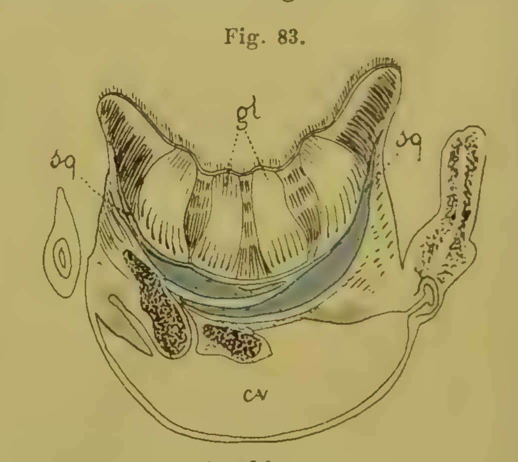
Fig. 82.



Amphioxus.
Cellules dissociées de l'épithélium du velum (d'ap. Langerhans).

Pharynx. — Le pharynx dont nous avons déjà fait connaître la situation, les rapports et les dimensions, est fort simple, si l'on fait abstraction de ses fentes branchiales que nous décrirons à propos de l'appareil respiratoire. Les faces latérales sont revêtues d'un simple épithélium vibratile dont chaque cellule ne porte qu'un cil. Son bord dorsal est creusé d'un sillon, la *gouttière épipharyngienne*, dont les bords sont formés par deux lignes parallèles garnies de cils grands et très actifs. Son bord ventral forme une gouttière plus accentuée encore, l'*endostyle* (**12**, *fig. 2*, **esty.**), garnie de cils courts dans toute son étendue et, au milieu, d'une bande de grands cils très actifs. De chaque côté de cette dernière se trouvent deux bandes parallèles (donc quatre en tout) de cellules glandulaires (fig. 83, *gl.*). En bas, gouttière épipharyngienne et endostyle s'arrêtent simplement. En haut, les deux bandes ciliées de la première se continuent en deux *arcs ciliés péripharyngiens* qui contournent l'entrée du pharynx et vont rejoindre l'extrémité supérieure de l'endostyle (**12**, *fig. 2*, **a. c.**). A sa voûte, immédiatement derrière le velum, un peu à gauche de la ligne médiane, se trouve un orifice microscopique qui est celui du *tube hypophysaire* (*nephridium de Hatschek*).

Fig. 83.

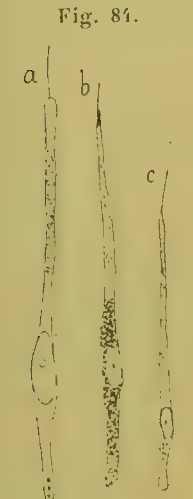


Amphioxus.
Coupe transversale de l'endostyle et des plaques squelettiques endostylaires (d'ap. Ray Lankester).
cv., cœlome sous-endostylaire ; **gl.**, glandes de l'endostyle ; **sq.**, plaques squelettiques endostylaires.

(¹) Langerhans décrit deux ordres de digitations, une grande alternant avec trois petites : les organes sensitifs seraient situés sur les grands festons au bout et sur les faces latérales, et sur els petits au bout seulement. Ray Lankester n'indique que douze digitations égales.

Cet organe, que l'on décrit d'ordinaire à l'occasion de l'appareil excréteur parce qu'il avait été considéré par Hatschek comme un nephridium céphalique, a été déterminé par Legros [98] (*) comme correspondant à l'hypophyse, et doit par conséquent être décrit plutôt ici. C'est un petit tube épithélial disposé verticalement le long de la voûte de la cavité buccale, parallèlement à la notocorde et un peu à gauche de celle-ci, entre l'épithélium buccal et l'artère carotide gauche. Il s'avance ainsi jusqu'au niveau de la fossette de Hatschek et se termine là en cul-de-sac, séparé de celle-ci par le bord ventral de la corde, puisqu'il est à gauche et que la fossette est à droite ([1]).

Fig. 84.



Amphioxus. Épithélium intestinal (d'ap. Langerhans). **a.** et **b.**, du diverticule hépatique; **c.**, de l'intestin terminal.

Estomac. — Il n'y a pas d'*œsophage*, mais on peut désigner sous le nom d'estomac la partie supérieure renflée du tube intestinal, celle qui donne naissance au cœcum hépatique (*hep.*). Elle se distingue en effet des autres par son volume et la coloration verdâtre de ses cellules épithéliales, due évidemment à des grains de sécrétion.

Intestin. — Le tube intestinal (*int.*) ne présente rien de particulier. Il va en diminuant progressivement de volume jusqu'à l'anus. Sa structure, semblable à celle de l'estomac sauf l'absence de grains colorés dans ses cellules, comporte un épithélium vibratile de cellules prismatiques à un seul cil (fig. 84), une couche conjonctive, une faible tunique musculeuse lisse et un épithélium péritonéal doublé de la membrane péribranchiale, avec ou sans conservation d'un espace cœlomique entre les deux, selon les points.

Le *foie* (**12**, *fig. 2*, *hep.*) forme un grand cœcum de dimensions variables, remontant parfois au delà du milieu de la hauteur du pharynx, parfois beaucoup moins haut, situé en tout cas en avant et à droite de ce canal. Il est volumineux et obture une partie notable de la cavité péribranchiale droite dans laquelle il est logé. La structure ne diffère en rien de celle de l'estomac dont il constitue un simple diverticule.

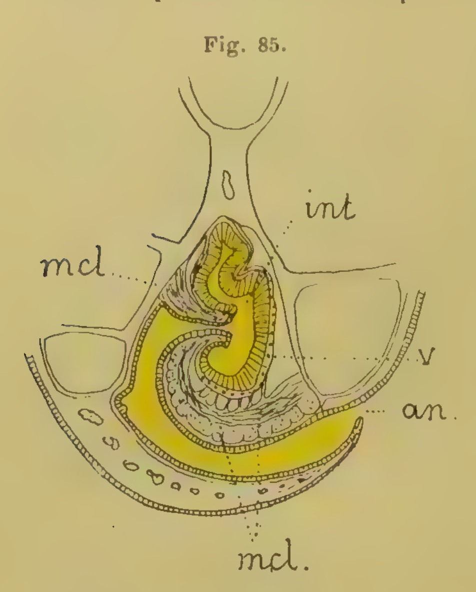
([1]) Disons par anticipation, pour attirer l'attention sur l'importance morphologique de cette formation (qui, sans doute, physiologiquement ne joue aucun rôle), que le tube hypophysaire résulte d'une invagination ectodermique, qu'il a communiqué pendant un certain temps de la vie larvaire à la fois avec le pharynx en bas et avec le dehors en haut, par l'intermédiaire de la fossette de Hatschek, et qu'il présentait à ce moment exactement les relations du tube nasal des Myxines. Mais, chez l'adulte, sa communication avec la fossette nasale s'est secondairement détruite.

(*) L'important mémoire de Legros a paru à un moment où notre texte était entièrement imprimé, en partie mis en pages, et où nos dessins et nos planches étaient gravés. Nous avons modifié le tout de manière à tenir compte, le plus possible, des indications qu'il contenait. Mais il eût fallu sacrifier des parties très étendues et de nombreux dessins pour faire tout ce qui eût été désirable. On voudra bien nous excuser si nous nous sommes contentés parfois de notes correctrices et de croquis complémentaires, et si la rédaction se ressent un peu de ces remaniements.

L'*anus* (*an.*) est pourvu d'un sphincter strié (fig. 85, *mcl.*).

Appareil respiratoire. — Les parois de l'énorme pharynx sont percées de très nombreuses fentes transversales (**12**, *fig. 2*, *br.*) qui, traversant toute l'épaisseur de ces parois, conduisent dans la cavité péribranchiale.

Fig. 85.



Amphioxus.
Coupe transversale au niveau de l'anus (d'ap. Rolph).

an., anus sur le côté gauche du corps; **int.**, intestin; **mcl.**, muscles anaux; **v.**, vaisseaux.

Ces fentes règnent dans toute la longueur du pharynx; elles sont au nombre d'environ 180 de chaque côté et ne correspondent par conséquent ni aux myotomes ni aux rayons branchiaux. Leur direction, chez l'animal vivant, est presque transversale, légèrement oblique en bas et en avant. Chez l'animal mort et traité par les réactifs, cette obliquité est beaucoup plus forte, ce qui explique pourquoi les coupes transversales, au lieu de suivre une même fente, en rencontrent un grand nombre. Les fentes sont très longues et vont depuis le bord inférieur de la gouttière épibranchiale jusqu'au bord supérieur de l'endostyle, sauf aux deux extrémités, où elles deviennent plus courtes et laissent imperforée une faible étendue de la paroi, principalement du côté dorsal.

L'extrémité inférieure du pharynx est leur lieu de formation. Tant que la croissance n'est pas terminée, on trouve là de nouvelles fentes en voie de développement, qui débutent par un simple trou et s'allongent peu à peu. Ces jeunes fentes incomplètes passent aux longues fentes achevées par une transition graduelle.

Les cloisons qui séparent les fentes branchiales sont de deux ordres, et nous distinguerons ici, comme chez le *Balanoglossus*, les *septa* interbranchiaux (**14**, *fig. 1*, *spt.*) et les *languettes* intrabranchiales (*lgtt.*). Mais ici les languettes s'étendent comme les septa dans toute la longueur des fentes branchiales, et ne se distinguent de ceux-ci que par une saillie moindre du côté de la cavité péribranchiale et une structure sensiblement différente. On donne le nom de *fentes branchiales primaires* aux espaces entre les septa, et celui de *fentes branchiales secondaires* aux espaces entre un septum et une languette : il y a donc de chaque côté environ quatre-vingt-dix fentes branchiales primaires séparées par autant de septa (moins un) et divisés en cent quatre-vingts fentes secondaires déterminées par quatre-vingt-dix languettes.

Cette distinction en fentes primaires et secondaires repose sur ce fait, qu'au moment de leur formation elles sont primaires, séparées seulement par les septa, et que, secondairement, les languettes divisant chaque fente primaire en deux fentes secondaires bourgeonnent du bord dorsal de la fente primaire, absolument comme chez le Balanoglossus.

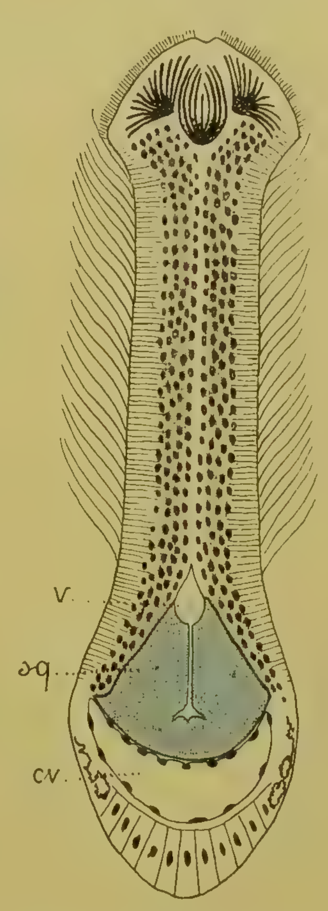
Les fentes branchiales, comme les myotomes, alternent d'un côté à l'autre, celles de gauche étant plus élevées que celles du côté droit de la hauteur d'une demi-branchie.

Comme chez certains Balanoglosses (*Ptychodera*, *Schizocardium*), les fentes branchiales sont recoupées par des *synapticules* (**14**, *fig. 1* et *2*). Mais ici les synapticules ne contractent pas exactement les mêmes rapports avec les languettes et les septa. Sur ces derniers, ils partent des parties latérales en alternant d'un côté à l'autre, tandis qu'au niveau des languettes, ils se soudent à leur face externe et continuent sans s'interrompre jusqu'au septum suivant, en sorte que les synapticules qui sont disposés en séries alternes de part et d'autre d'un même septum, sont forcément opposés aux deux côtés d'une même languette. On compte quinze à vingt synapticules dans la hauteur d'une fente branchiale de la partie moyenne du pharynx.

Les parois branchiales sont soutenues par un *squelette* spécial (**14**, *fig. 2*) que nous devons maintenant décrire.

Dans chaque septum est contenue une baguette squelettique pleine (*sq. spt.*), allongée, arquée comme le septum, triangulaire sur la coupe avec un angle en dedans (fig. 86, *sq.*), s'étendant même au delà du septum en haut sur les parois latérales de la gouttière péripharyngienne, en bas non seulement sur les parois latérales de l'endostyle mais jusqu'en avant de cet organe, jusqu'un peu au delà de la ligne médiane, en s'entre-croisant avec celle du côté opposé, ce qui est rendu possible par le fait de l'alternance des branchies. L'extrémité antérieure en rapport avec l'endostyle (*esty.*) est bifurquée en deux branches superposées qui vont rejoindre les branches correspondantes des deux baguettes septales voisines. Dans les languettes sont des tigelles semblables mais creuses (*sq. lgtt.*, et fig. 87, *sq.*), non bifurquées, et dont l'extrémité antérieure vient se placer dans l'angle de convergence des deux branches de bifurcation de baguettes septales voisines.

Fig. 86.

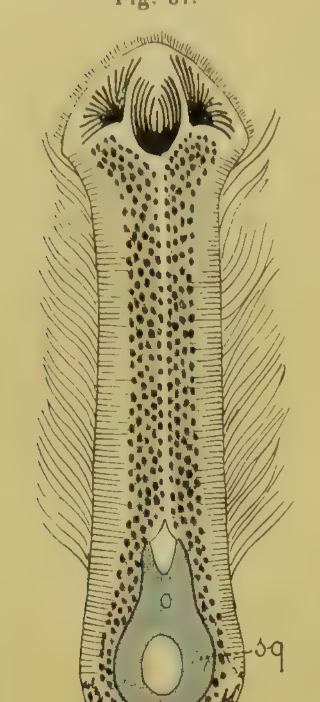


Amphioxus.
Coupe transversale d'un septum (d'ap. Ray Lankester).
cv., cavité générale ; **sq.**, squelette ; **v.**, vaisseau.

Au niveau de cet angle de convergence se trouve une petite lamelle squelettique triangulaire appelée la *plaquette endostylaire*, parce qu'elle est située, en effet, dans la couche conjonctive sous-muqueuse de l'endostyle. L'ensemble de ces plaquettes endostylaires forme sous l'endostyle deux séries parallèles, non seulement contiguës, mais s'imbriquant d'un côté sur

l'autre (esty.), chaque lamelle d'un côté correspondant en outre à l'intervalle entre deux lamelles du côté opposé, en raison de l'alternance des fentes branchiales. Les extrémités antérieures des tigelles branchiales s'appuient sur les plaquettes endostylaires, mais sans se souder à elles.

Fig. 87.



Amphioxus.
Coupe transversale d'une languette (d'ap. Ray Lankester).
sq., squelette.

A leur extrémité dorsale, les tigelles septales et celles des languettes se comportent de la même manière, se réunissant en arcades qui passent de l'une à l'autre régulièrement, en sorte que si les tigelles septales étaient fendues dans toute leur longueur et non à leurs extrémités seulement, on aurait pour chaque branchie primaire un système squelettique en fourche à trois branches tout à fait semblable à celui du Balanoglossus.

Cet appareil squelettique branchial posséderait, d'après Langerhans, Schneider, un *système musculaire* spécial dont Ray Lankester nie la réalité. Ce système serait composé d'une paire de rubans continus courant le long de la gouttière épibranchiale et passant sur les extrémités dorsales des tigelles, et d'une double série de petits muscles ventraux situés dans l'angle formé par les bifurcations convergentes des deux septa d'une même fente branchiale primaire.

Les tigelles branchiales sont formées par une substance fondamentale conjonctive de la variété cartilagineuse, d'une consistance chitineuse et insoluble dans la potasse caustique.

Les parois branchiales ont une *structure* compliquée qu'il faut maintenant étudier. Elles sont fort épaisses, en sorte que les fentes branchiales ne sont pas de simples fentes, mais de véritables couloirs étroits ayant une certaine profondeur.

Si l'on se rappelle ce que nous avons expliqué relativement aux rapports des cavités blastocœlienne, cœlomique et péribranchiale et de la structure de leurs parois, on verra que la paroi branchiale doit présenter de dehors en dedans les parties suivantes : 1° l'épithélium péribranchial; 2° la couche conjonctive sous-jacente; 3° un espace blastocœlien virtuel ou non; 4° la couche conjonctive sous-péritonéale, confondue avec la couche n° 2 quand l'espace n° 3 se trouve virtuel; 5° le feuillet pariétal de l'épithélium péritonéal; 6° le cœlome ou cavité péritonéale, virtuel ou non; 7° le feuillet viscéral de l'épithélium péritonéal, ces trois dernières parties disparaissant dans les points où le cœlome a été effacé par l'envahissement de la cavité péribranchiale : 8° la couche conjonctive sous-péritonéale; 9° un espace blastocœlien virtuel ou non; 10° la couche conjonctive sous-jacente à l'épithélium

pharyngien, confondue avec la couche n° 8 dans les points où l'espace n° 9 est virtuel; 11° enfin l'épithélium pharyngien. En fait, on est loin de trouver toutes ces parties; mais il est nécessaire d'avoir en mémoire leur succession et leurs rapports, pour comprendre la signification exacte de celles que l'on rencontre.

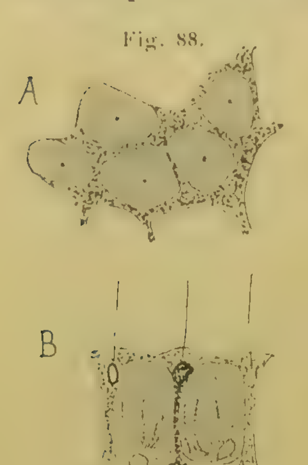
La structure est un peu différente au niveau des cloisons septales, et au niveau des languettes. Dans les cloisons septales, on trouve, de dehors en dedans : *a*) l'*épithélium péritonéal* (couche n° 1), formé de cellules cylindriques pourvues d'un cil unique. Sur les bords de la face externe des septa, ces cellules sont chargées d'un pigment jaunâtre très caractéristique que l'on retrouve dans presque toute l'étendue de la cavité péribranchiale; *b*) un canal sanguin, le *vaisseau septal externe*, représentant, avec la mince membrane qui forme ses parois, les couches 2, 3 et 4; puis un *canal cœlomique* qui s'étend dans toute la longueur du septum et rejoint les espaces cœlomiques sus-pharyngiens avec un espace cœlomique sous-endostylaire, canal qui représente avec ses parois les couches 4 à 8 de l'énumération précédente; *c*) la *tigelle squelettique*, représentant une portion dense de la couche 8; notons que c'est le seul point où le système conjonctif ait une importance réelle; dans les autres points où il devrait en exister théoriquement, il est réduit à une couche insignifiante; *d*) un long espace fissiforme dans lequel on rencontre deux canaux sanguins, un, le *vaisseau septal moyen*, couché dans une rainure que présente l'arête interne de la tigelle septale, l'autre, le *vaisseau septal interne*, situé tout à fait en dedans, sous l'épithélium pharyngien. Ces deux vaisseaux, avec les fins espaces lacunaires et la minime quantité de tissu conjonctif qui s'y rencontre, représentent les couches 8, 9 et 10; *e*) enfin vient l'épithélium pharyngien formant la paroi interne du septum et comprenant deux sortes de cellules : sur les côtés, des cellules basses, à court cil unique et, au milieu, une bande de hautes cellules à cil unique aussi, mais très longues et fort étroites, en sorte que leurs cils sont très serrés les uns contre les autres. Ces cellules font saillie dans l'espace blastocœlien sous-jacent et non dans la cavité pharyngienne. Les faces latérales du septum sont formées de hautes cellules étroites et très serrées les unes contre les autres, munies chacune d'un cil vibratile long et puissant, en sorte que les couloirs pharyngo-péribranchiaux ont des parois vibratiles très actives.

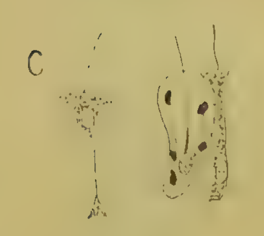
La structure des languettes diffère de celle des septa par les caractères suivants : 1° le vaisseau externe et le canal cœlomique sont absents; 2° le vaisseau moyen est contenu dans l'axe même de la tigelle squelettique qui est creuse.

Cavité péribranchiale. — Les dispositions des cavités de l'Amphioxus et leurs rapports généraux ont été expliqués déjà (Voir p. 72 à 74); mais nous devons maintenant les décrire à un point de vue anatomique plus spécial.

La cavité péribranchiale (**12**, *fig. 2*, et **13**, *fig. 1*, *cv. pbr.*) commence au spiraculum et remplit presque tout l'espace situé au-dessus de ce pore,

entre le tube pharyngo-stomacal et la paroi musculeuse du corps. Elle se comporte véritablement comme un péritoine formant au tube digestif un large mésentère dorsal (mais point de mésentère ventral) et se laissant refouler par tous les organes qui veulent l'envahir, mais sans jamais se laisser perforer par eux, les revêtant toujours de son épithélium (fig. 88) et d'une mince couche de tissu conjonctif. C'est ainsi que font saillie dans sa cavité, sur les côtés, les deux séries de glandes génitales (**13**, *fig. 1*, *gtx.*) et, entre elles, ventralement et un peu à droite, le cæcum hépatique. Tandis que les premiers sont simplement tapissés par sa paroi du côté interne, sans formation de mesoarium ou de mesotestis, le second au contraire est entièrement libre, entièrement entouré par cette paroi, sauf bien entendu au point où il se continue avec la face ventrale de l'estomac.





Amphioxus.
Epithélium externe de la branchie (d'ap. Langerhans).
A, vue de face ; *B*, de profil ; *C*, cellules dissociées.

En bas, on pourrait s'attendre à ce que la cavité péribranchiale s'arrêtât au spiraculum. Il n'en est rien. Elle continue à entourer pendant quelque temps encore l'intestin (**13**, *fig. 1*, *int.*) en lui formant un mésentère dorsal. Ce qui prouve que la cavité péribranchiale ne sert pas seulement à évacuer l'eau de la respiration et les produits sexuels, mais qu'elle assume, partiellement au moins, les fonctions d'un cœlome par rapport au tube digestif, en l'entourant de manière à l'attacher à la paroi tout en lui laissant toute liberté pour se déplacer et se distendre. A gauche, ce diverticule s'arrête bientôt en cul-de-sac ; à droite, au contraire, il continue à entourer l'intestin jusqu'à une faible distance de l'anus. Cependant, de ce côté aussi, il se termine en cul-de-sac au-dessus de l'anus.

Dorsalement, dans la région pharyngienne, la cavité péribranchiale communique avec le cœlome. Mais nous décrirons ces curieux rapports à propos des *entonnoirs atrio-cœlomiques* et des *tubuli excréteurs*.

Fig. 89.

Amphioxus.
Epithélium péritonéal (d'ap. Langerhans).
a. et **b.**, du foie ; **c.**, de l'intestin terminal ; **d.**, de l'ovaire ; **e.**, de la paroi ventrale ; **f.**, de l'estomac.

La *structure* est fort simple, elle comporte simplement un épithélium et une couche conjonctive. Celle-ci est mince, nulle part condensée en pièces squelettiques. Le premier (fig. 89) est formé de cellules prismatiques peu élevées, toutes pourvues d'un cil unique et assez larges, en sorte que ces cils forment un revêtement peu serré.

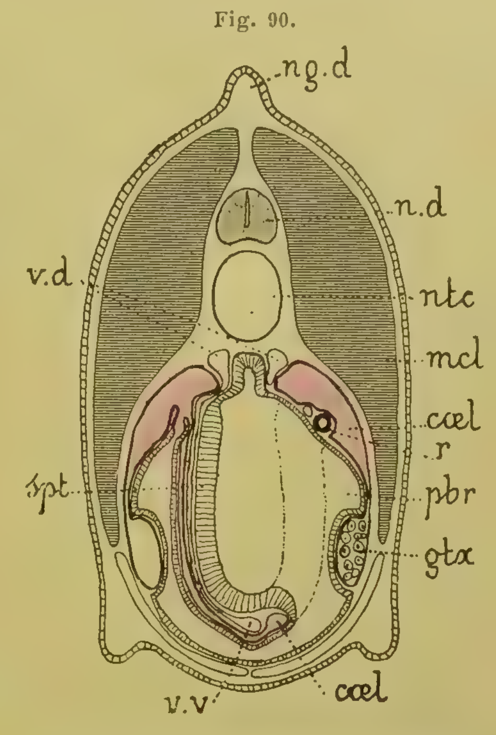
Cœlome. — Nous avons vu que, virtuellement, la cavité générale s'étend dans tous les points où elle se rencontre chez les autres animaux, c'est-à-dire au contact du tube digestif et de la paroi du corps, et que la cavité péribranchiale avec le feuillet qui forme sa paroi est seulement contenue à son intérieur. — Mais nous avons vu aussi qu'en bien des points le cœlome est effacé, supprimé par accolement direct de la membrane péribranchiale aux parois du corps ou du tube digestif. Cette suppression ne se fait pas par simple accolement et soudure des deux feuillets péritonéaux : ces feuillets eux-mêmes disparaissent et se continuent l'un avec l'autre autour du point de soudure sans pénétrer entre les surfaces adossées, comme l'indique le schéma ci-contre (fig. 90). Il nous faut donc indiquer maintenant en quels points précis il a disparu, en quels points il a persisté.

Le cœlome a disparu sur toute l'étendue des parois externe, supérieure et ventrale de la cavité péribranchiale et le long des languettes du pharynx. Il a persisté : 1° à la voûte dorsale; 2° le long des septa pharyngiens; 3° sous l'endostyle; 4° tout autour du tube digestif et du cul-de-sac hépatique.

Examinons comment elle se comporte en ces diverses régions.

1° *Cœlome périintestinal.* — Lorsque l'on fait une coupe transversale dans la région postpharyngienne, on voit que la paroi péripharyngienne n'est pas appliquée, comme un péritoine, à la muqueuse intestinale. Elle en est séparée par un espace annulaire interrompu seulement au niveau du mésentère dorsal et tapissé d'un endothélium. Le feuillet viscéral de ce péritoine périintestinal n'est lui-même directement appliqué contre la muqueuse que sur les parties latérales. Le long de la ligne médiane ventrale, il en est séparé par un espace lymphatique, reste du *blastocœle*, dans lequel sont contenus des vaisseaux sanguins, les *veines intestinales*. En bas, le cœlome périintestinal continue jusqu'à l'anus; par conséquent, au-dessous des points où cessent les culs-de-sac péribranchiaux (**13**, *fig. 1*), il n'est plus en rapport qu'avec l'intestin et la paroi du corps, conformément aux conditions normales. Autour du cul-de-sac hépatique (**13**, *fig. 2*, *hep.*), les relations morphologiques sont les mêmes qu'autour

Fig. 90.



Coupe transversale schématique d'un *Amphioxus* au niveau de la région branchiale (d'ap. Boveri).

cœl., cœlome; **gtx.**, organes génitaux; **mcl.**, muscles; **n. d.**, nerf dorsal; **ng. d.**, nageoire dorsale; **ntc.**, notocorde; **pbr.**, cavité péribranchiale; **r.**, néphridie; **spt.**, septa; **v. d.**, vaisseaux dorsaux; **v. v.**, vaisseau ventral.

de l'intestin : ce cul-de-sac est donc contenu dans un sac cœlomique doublé extérieurement par le feuillet péribranchial. Là, il n'y a plus de mésentère, puisque c'est un diverticule de la face ventrale qui en est dépourvu; mais on trouve, de même que sur l'intestin, sur la ligne longitudinale dorsale plus ou moins déjetée latéralement par suite du contournement du cæcum, un espace blastocœlien contenant les vaisseaux appelés *veine cave*.

En haut, au niveau de l'orifice pharyngo-stomacal, le cœlome est arrêté latéralement par les fentes branchiales (fig. 90). Mais sur les lignes médianes il se continue, dorsalement avec la portion du cœlome située dans le mésentère dorsal, ventralement avec le canal sous-endostylaire.

Cœlome sous-endostylaire et canaux cœlomiques des septa. — Sous l'endostyle règne un canal cœlomique (*cœl.*) qui se continue dans toute la longueur du pharynx. Ce canal, assez large, présente au niveau de chaque septum (mais non des languettes) des échappées latérales qui suivent le bord externe des septa et vont se jeter dans le cœlome dorsal périmésentérique (**13**, *fig. 2, cœl. g.*). Nous avons décrit ces *canaux cœlomiques des septa* à propos de la structure de ces derniers. Le canal cœlomique sous-endostylaire est séparé de l'épithélium endostylaire et de ses dépendances (tissu conjonctif, plaquettes endostylaires, extrémités des tigelles des septa et des languettes) par un espace blastocœlien, continuation de celui que nous avons trouvé au point correspondant sur le foie et sur l'intestin, et renfermant l'*artère branchiale* (fig. 90, *v. v.*) qui est elle-même la continuation de la veine cave et indirectement de la veine intestinale.

Cœlome dorsal. — Il ne nous reste à décrire que cette portion du cœlome qui règne tout le long du bord dorsal du pharynx et sur une assez grande largeur; mais cette portion est de beaucoup la plus compliquée.

Disons d'abord qu'elle est formée de deux parties entièrement séparées par le mésentère dorsal du pharynx mais qui sont symétriques et identiques, en sorte qu'il suffit d'en décrire une seule (**13**, *fig. 2, cœl. g.*). Cette partie constitue une cavité en forme de fissure triangulaire disposée verticalement de part et d'autre de la gouttière épipharyngienne.

Des trois faces, l'une est interne et confine à la gouttière épipharyngienne. La paroi qui la forme, après avoir tapissé cette face, continue dorsalement jusque sous la notocorde, et constitue avec celle du côté opposé le vrai mésentère dorsal du pharynx entre les deux lames duquel est un espace schizocœlien, continuation de celui du mésentère dorsal de l'intestin et contenant comme celui-ci un vaisseau, ou plutôt deux, car ici le vaisseau est double : ce sont les *aortes dorsales* (fig. 90, *v. d.*).

Une autre face est externe et dorsale; elle part de la corde dorsale et se porte en avant sur la paroi latérale du corps et atteint presque la limite ventrale des muscles pariétaux. Elle ne présente rien de particulier.

La troisième est ventrale et constituée par une membrane indépen-

dante tendue obliquement en avant et en dehors dans un plan vertical entre les bords ventraux des deux autres parois : elle a reçu le nom de *ligament dentelé* (**13**, *fig. 2*, *lig. dt.*). Elle est formée par l'adossement intime des membranes péritonéale et péribranchiale, et comprend par conséquent deux épithéliums séparés par une couche conjonctive commune dans laquelle ne persiste aucun reste du blastocœle. Le nom de ligament dentelé qu'elle a reçu provient de la manière dont elle se comporte à son insertion sur le pharynx. Là, en effet, elle a un contour très irrégulier, s'étendant beaucoup plus loin sur les septa que sur les languettes (**14**, *lig. dt.*), en sorte qu'elle forme une série de poches dont les cavités, en regardant du côté péribranchial, correspondent aux languettes, tandis que les cloisons correspondent aux septa. Vues du côté du cœlome les choses ont naturellement un aspect inverse, ce sont des dômes correspondant aux languettes séparés par de profonds sillons correspondant aux septa. Ces sillons ne sont autre chose que l'embouchure dorsale des canaux cœlomiques des septa qui font communiquer, le long du bord externe de ces cloisons, le cœlome dorsal avec le canal cœlomique sous-endostylaire. Il serait donc plus juste de dire qu'au niveau des septa le ligament dentelé s'avance jusqu'à l'endostyle, car il n'y a aucune limite précise entre le ligament et la paroi péribranchiale des canaux cœlomiques des septa. La paroi cœlomique est formée d'une mince couche conjonctive doublée d'un endothélium plat non cilié.

Entonnoirs atrio-cœlomiques. — Ray Lankester a donné ce nom, ou encore celui de *canaux bruns*, à une paire d'organes qu'il a découverts et qui établissent une communication entre la cavité péribranchiale (nommée aussi *atrium*) et le cœlome. Ces organes (**13**, *fig. 2*, *entn.*) ont la forme d'un entonnoir aplati qui s'ouvre en bas à pleine bouche dans la partie dorsale de la cavité péribranchiale (*cv. pbr.*), au niveau de l'extrémité inférieure du pharynx et qui, en haut, remontent en se rétrécissant graduellement pour se terminer en pointe au niveau du 27ᵉ myotome. Lankester pense que cette extrémité est ouverte, mais il n'a pu s'en assurer positivement. Ces organes sont donc contenus entièrement dans le cœlome dorsal : ils sont appliqués contre la paroi externe de cette cavité. Ils sont formés, à titre de refoulement de la paroi atrio-cœlomique, comme le ligament dentelé, c'est-à-dire par une membrane conjonctive, ici assez ferme, tapissée en dedans par les cellules péribranchiales, pigmentées comme d'ordinaire, et à leur face externe par l'endothélium cœlomique.

Espaces lymphatiques et blastocœle. — En dehors des grandes cavités ci-dessus décrites, il existe dans le corps des espaces remplis de lymphe et qui ont une origine diverse.

Les uns sont des restes du blastocœle : tels sont les canaux périvasculaires dans lesquels sont logés les aortes, l'artère branchiale, les veines intestinales, les vaisseaux des languettes et des septa et tous les autres canaux sanguins, dont nous allons bientôt donner la description.

Tel est aussi probablement le canal occupé par le cordon nerveux médullaire, qui communique peut-être avec les deux canaux intérieurs de la notocorde, remplis en tout cas d'un liquide lymphatique semblable.

Par contre, les logettes où sont contenus les rayons de la nageoire dorsale (**13**, *fig.* 2, *ry. d.*) semblent être d'origine cœlomique indirecte, provenant de la partie la plus dorsale du myocœle, qu'une cloison aurait séparée du reste de la cavité myocœlienne avant qu'elle disparaisse par accolement de ses parois. Elles sont en effet tapissées d'endothélium. Les espaces que l'on rencontre dans divers points des lames conjonctives pourraient aussi avoir la même origine, en tant que restes du myocœle ou du sclérotome, mais on ne sait rien de positif à cet égard; on ignore même s'ils ne sont pas artificiels, engendrés par les réactifs.

Les canaux ventraux décrits par Rolph, Langerhans, Schneider, dans l'épaisseur de la paroi ventrale du corps ne sont que des espaces artificiels de ce genre, ainsi que l'a montré Ray Lankester.

Pour les logettes des rayons de la nageoire ventrale, on ne sait si elles doivent leur origine à quelque extension du myocœle de ce côté, ou si elles se sont formées secondairement en plein tissu conjonctif.

Enfin, il existe dans les métapleures deux grands *canaux lymphatiques métapleuraux* (*cn. ly.*), que l'on avait cru, avec J. Müller, s'ouvrir sur les côtés de la bouche pour livrer passage aux œufs, et que l'on sait aujourd'hui être entièrement clos. Ils proviennent probablement du diverticule ventral du myocœle, car ils sont tapissés d'endothélium, ce qui n'aurait pas lieu s'ils étaient d'origine blastocœlienne ou schizocœlienne (1).

Appareil circulatoire. — L'appareil circulatoire est constitué par un système de canaux qui vont de l'intestin à la branchie en suivant la face ventrale, et de la branchie à l'intestin en suivant le côté opposé. Chose remarquable, il n'y a pas de vaisseaux cutanés.

Artère branchiale et bulbilles. — Il n'y a point de cœur véritable. A la face ventrale du pharynx, dans l'espace blastocœlien situé entre l'endostyle et le canal cœlomique sous-endostylaire, se trouve un canal sanguin longitudinal pulsatile appelé l'*artère branchiale* (**14**, *fig.* 1, *v. br.*; **15**, *fig.* 2 et 3, *v. vntr. br.*). Cette artère se termine à la partie supérieure du pharynx, sans donner ni de prolongement dans sa direction, ni ces prétendus arcs aortiques décrits par les anciens observateurs. Il s'épuise en ramifications latérales fournies uniquement aux cloisons septales de la branchie. Ces artères septales naissent d'un court tronc commun, renflé en un petit organe pulsatile appelé *bulbille* (*blb.*), qui se porte en dehors et aussitôt se divise en trois branches. Il y a donc autant de bulbilles que de branchies primaires et, comme celles-ci, les bulbilles alternent d'un côté à l'autre.

Vaisseaux des septa et des languettes. — Nous avons vu où sont situés dans les septa les trois canaux sanguins qui les parcourent.

---

(1) Voir au chapitre du développement les découvertes de Mac Bride [98] sur ce point.

Pl. 15.

CEPHALOCHORDIA

(*Amphioxus*)

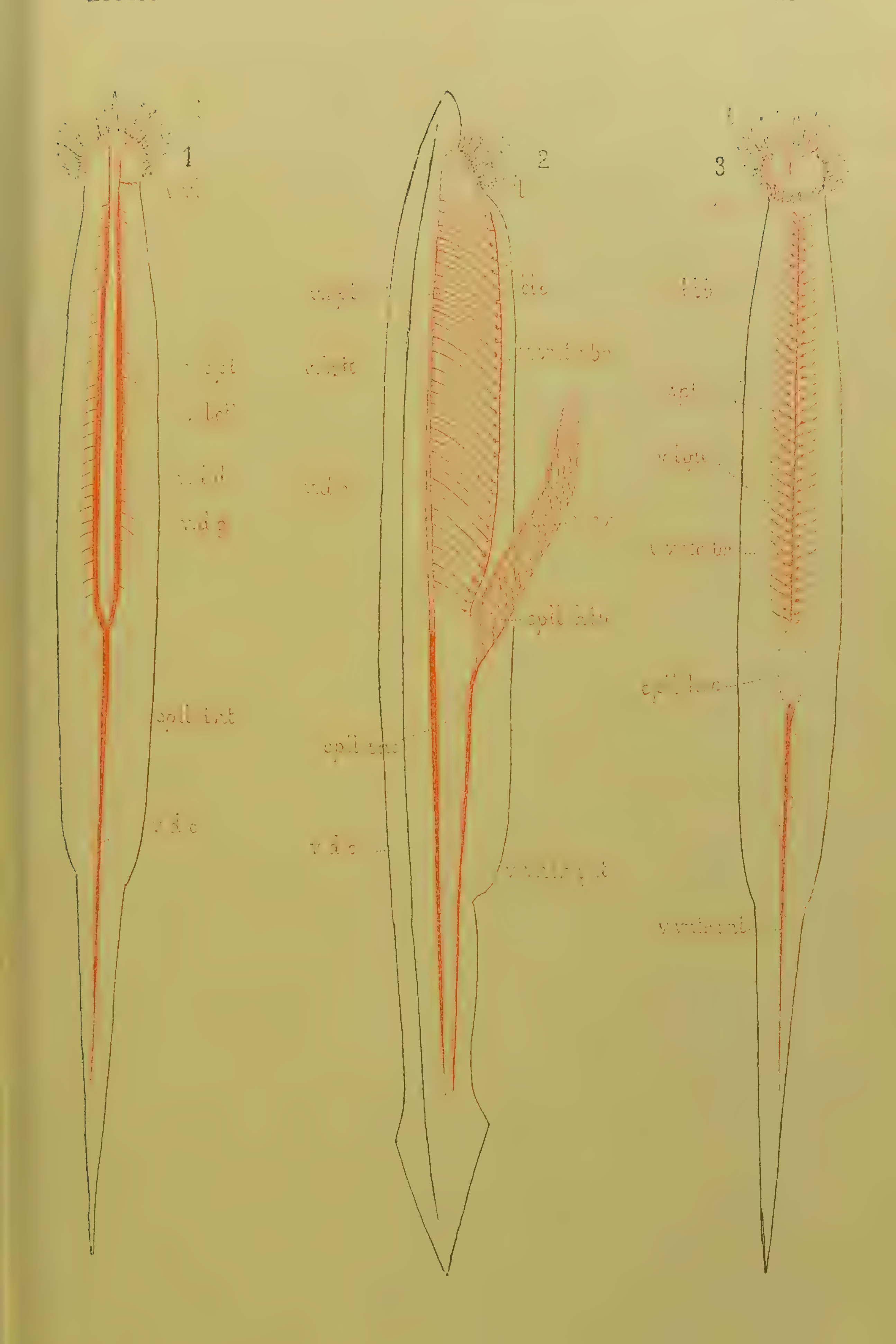
(TYPE MORPHOLOGIQUE)

(*Suite.*)

Circulation.

blb., bulbilles des vaisseaux des septa;
cpll. hép., capillaires hépatiques;
cpll. int., capillaires intestinaux;
l., *rete mirabile* de la base des cirres;
v. cv., veine cave;
v. d. c., vaisseau dorsal commun ou artère intestinale;
v. d. d., vaisseau dorsal droit ou aorte dorsale droite;
v. d. g., vaisseau dorsal gauche ou aorte dorsale gauche;
v. lgtt., vaisseaux des languettes de la branchie;
v. spt., vaisseaux des septa de la branchie;
v. vl., vaisseau moniliforme de la moitié droite du velum;
v. vntr. br., vaisseau ventral de la branchie ou artère branchiale;
v. vnt., int., vaisseau ventral de l'intestin, veine intestinale (veine porte).

Fig. 1. Vue par la face dorsale (Sch.)
Fig. 2. Ensemble de la circulation du côté gauche, vu de profil (Sch.).
Fig. 3. Vue de la face ventrale (Sch.).


1
2
3

Ajoutons que l'interne (**14**, *fig. 1*, *v. i. s.*) naît par deux racines, l'une venant du bulbille, l'autre plus directe et plus importante venant directement de l'artère branchiale. Arrivés à l'extrémité dorsale des septa, les trois vaisseaux se réunissent de nouveau pour se jeter dans le tronc aortique correspondant (*v. d. d.*).

Les languettes n'ont, comme nous savons, que deux canaux sanguins (*v. i. l.* et *v. e. l.*) correspondant au moyen et à l'interne de ceux des septa. De plus, ces canaux n'ont aucune relation directe avec l'artère branchiale et reçoivent le sang des canaux septaux par l'intermédiaire de fins canaux contenus dans les synapticules. Dorsalement, ils se terminent comme ceux des septa.

Aortes et artère intestinale. — De chaque côté de la gouttière épipharyngienne, dans un espace lymphatique compris entre les deux lames du mésentère dorsal péritonéal, est un tronc aortique (**15**, *fig. 1*, *v. d. d.* et *v. d. g.*) qui va de haut en bas en grossissant progressivement à mesure qu'il reçoit de nouveaux affluents des languettes ou des septa. En bas, ces deux aortes se réunissent en une *artère intestinale* impaire (*v. d. c.*) qui continue à courir dans le mésentère dorsal de l'intestin et qui s'épuise peu à peu en ramifications latérales, sur l'estomac et l'intestin.

La manière dont se terminent en haut les aortes ne semble pas établie d'une manière bien définitive. Elles se prolongent l'une et l'autre dans la tête en une *artère carotide*.

D'après les travaux les plus récents, ceux de VAN WIJHE, la *carotide gauche* poursuivrait sa route en arrière du tube hypophysaire, avec un calibre très faible et sans donner de branches, pour aller se continuer au-dessus de la bouche avec la terminaison de l'aorte droite, au moyen d'une anastomose transversale située en avant de la notocorde.

La *carotide droite* a une distribution bien plus compliquée. Elle commence par fournir, après avoir dépassé le pharynx, un *diverticule* allongé moniliforme (**15**, *fig. 1*, *v. vl.*) qui se porte en avant sous l'insertion du velum et se termine sans fournir de branches, en cul-de-sac, sous le bord inférieur de la bouche ([1]). Après avoir fourni ce diverticule, la carotide droite continue son trajet mais en se divisant en une sorte de *rete mirabile* (*l.*) qui s'étend jusqu'à la fossette de Hatschek et qui, en passant le long de la bouche, fournit de petits *canaux aux cirres*, non seulement aux cirres de droite mais à ceux de gauche, et se termine par l'anastomose qui le réunit à l'aorte gauche.

Veine intestinale, système porte et veine cave. — Les capillaires intestinaux fournis par l'artère dorsale de l'intestin se réunissent du côté ventral de cet organe et donnent naissance à une *veine intestinale*

[1] J. MÜLLER croyait qu'un canal semblable existait du côté gauche et que l'un et l'autre se jetaient dans l'artère branchiale, formant ainsi une paire d'*arcs aortiques* directs (*ductus Botalli*).

(**15**, *fig.* 2 et 3, *v. vntr. int.*) qui monte en grossissant à mesure qu'elle reçoit de nouveaux affluents, en particulier au niveau de l'estomac.

Fig. 91.

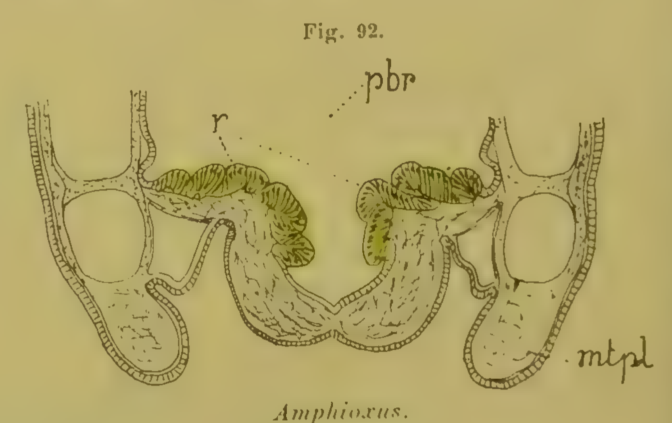
Amphioxus.
Veine cave
(d'ap. Schneider).

Arrivée au cœcum hépatique, cette veine se dissocie brusquement en capillaires (*cpll. hép.*) qui se répandent sur ce cœcum et garnissent ses parois jusqu'à son sommet. Ces capillaires sont recueillis par une *veine cave* (**15**, *fig.* 2, *v. cv.*) qui prend naissance par une extrémité mince au sommet du cœcum et se porte de haut en bas vers la base du cœcum, suivant le bord dorsal de cet organe, en grossissant de plus en plus à mesure qu'elle rencontre de nouveaux capillaires. Cette veine (fig. 91) n'est pas d'ailleurs unique, mais forme une sorte de réseau dont les mailles sont de simples fissures longitudinales tandis que les canaux qui les limitent sont larges et très rapprochés les uns des autres. Enfin, à la base du cœcum, cette veine se recourbe vers le haut pour monter le long de l'endostyle et constituer, en changeant seulement de nom, l'*artère branchiale* (**15**, *fig. 1* et 2, *v. vntr. br.*), large et à calibre unique. On remarquera que la veine intestinale, prenant origine des capillaires intestinaux pour se résoudre en capillaires hépatiques, a le caractère d'une *veine porte*.

Le *sang* contient des amœbocytes irréguliers et, d'après Rohon, quelques rares globules rouges ovales qui ne suffisent pas à le colorer.

Appareil excréteur. — Deux organes contribuent à la fonction excrétrice : des bourrelets épithéliaux (**13**, *fig.* 2, *r. pbr.*) situés dans la cavité péribranchiale et des tubes néphridiens (*r.*) placés dans le cœlome rétropharyngien. Au point de vue morphologique, on pourrait peut-être assimiler à des néphridies les *entonnoirs atrio-cœlomiques* de Ray Lankester (*entn.*). Mais, outre que cette assimilation n'est nullement certaine, ces organes ne paraissent avoir aucune fonction excrétrice, aussi n'en parlerons-nous pas ici.

Fig. 92.



Amphioxus.
Coupe transversale du pore abdominal (d'ap. Rolph).
mtpl., métapleures ; **pbr.**, atrium ou cavité péribranchiale ; **r.**, rein épithélial de la cavité péribranchiale.

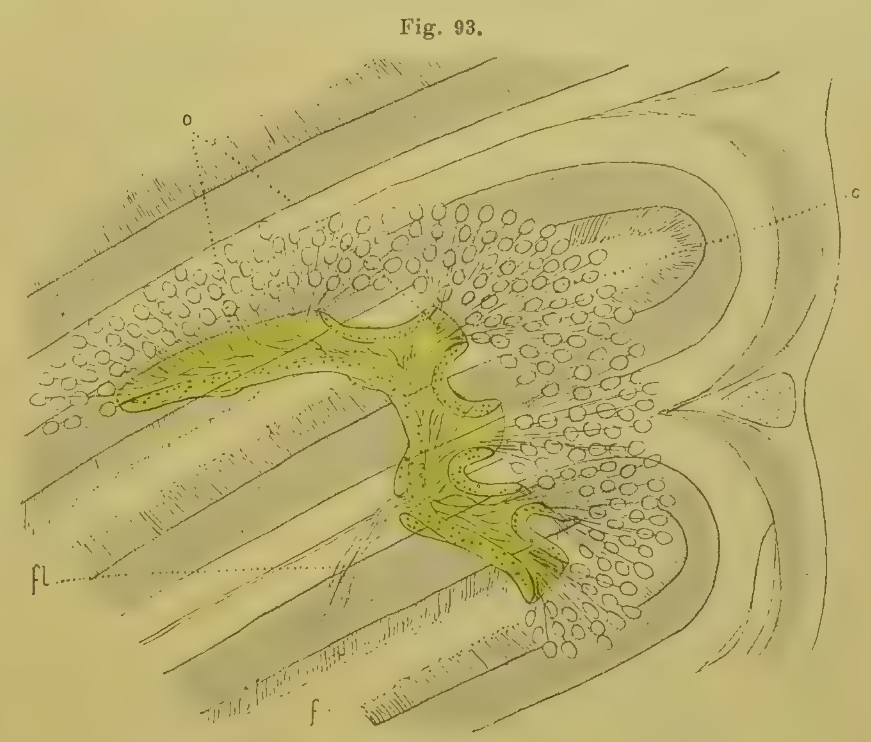
Rein épithélial péribranchial. — Sur le plancher ventral de la cavité péribranchiale, dans la région médiane, entre les deux séries d'organes génitaux et principalement au voisinage du spiraculum, se voient des bourrelets saillants (fig. 92 et **13**.

fig. 2, r. pbr.) disposés sans régularité, tant au point de vue de la symétrie bilatérale qu'à celui d'une succession métamérique. Leur forme, irrégulière aussi, est allongée dans le sens de l'axe du corps et leur nombre est variable aussi. Disons pour fixer les idées qu'on en peut trouver de chaque côté une vingtaine ou plus; les plus voisins du spiraculum sont les plus gros.

A leur niveau, l'épithélium péribranchial, formé ailleurs de cellules basses à un seul cil, prend un caractère tout différent. Il reste à une seule assise mais devient beaucoup plus élevé et se montre formé de deux sortes de cellules. Les unes, cellules rénales, sont grosses, ovoïdes, ont leur noyau près de la base et contiennent des grains d'excrétion; les autres sont de même hauteur que les précédentes, mais formées d'un pied filiforme et d'un petit renflement terminal contenant le noyau et situé près de la surface. Les unes et les autres portent un unique flagellum. Les petites cellules dessinent une sorte de réseau dont chaque maille est occupée par une des grosses cellules excrétrices.

Au bord externe des cloisons qui séparent les fentes branchiales, l'épithélium péribranchial présente des caractères analogues à celui de ces grosses cellules.

Fig. 93.



Amphioxus. Un tube néphridien du côté gauche (d'ap. Boveri).
c., cellules pédonculées de Boveri; **f.**, fentes branchiales; **fl.**, flamme vibratile de l'orifice excréteur; **o.**, orifices néphridiens de la cavité générale.

Tubes néphridiens de Boveri. — Ces tubes (**13** et **14**, *fig. 2, r.*) constituent un système tout à fait différent et extrêmement intéressant à tous les points de vue. Ce sont de petits canaux, formés de deux branches rectangulaires (fig. 93), situés à cheval sur la partie dorsale des languettes du pharynx, dans ces deux couloirs cœlomiques qui règnent de part et d'autre du mésentère dorsal du pharynx et qui sont séparés de la cavité péribranchiale par le ligament dentelé. Il y en a exactement un pour chaque languette et par conséquent en tout environ 90 paires; leur disposition est donc métamérique, en concordance avec la métamérie des fentes branchiales, ce que l'on exprime par le mot de *branchiomérie*.

Comme ils sont tous semblables sauf la taille (ceux des extrémités étant moins grands et ayant un moindre nombre d'orifices cœlomiques) décrivons-en un de la partie moyenne.

Ce tube coudé est disposé de telle sorte que l'une de ses branches est supérieure et parallèle aux fentes branchiales, c'est-à-dire dorso-ventrale avec une obliquité plus ou moins accentuée en avant et en bas; l'autre branche est donc perpendiculaire aux fentes branchiales et son milieu correspond à une languette. Comme le tube est situé à la face externe de la languette, la paroi ventrale de cette branche se trouve en rapport en avant avec le sommet des voûtes que forme le ligament dentelé en face des languettes et qui sont séparées par les prolongements qu'envoie le ligament dentelé à la face externe des septa pour former la paroi externe des canaux cœlomiques de ces septa. Là, au sommet de ces voûtes, la branche verticale de chaque tube s'ouvre dans la cavité péribranchiale par un orifice situé au centre d'une petite papille (fig. 93, *fl.*). Cette papille correspond au milieu de la longueur de cette branche verticale.

Le tube s'ouvre d'autre part dans la cavité cœlomique où il est contenu, premièrement à ses deux extrémités, secondement par un certain nombre d'orifices (deux à six environ) situés sur les deux branches, sur la face opposée à celle qui porte l'orifice atrial. Tous ces orifices (*o.*) sont portés au sommet d'un petit prolongement évasé en trompette.

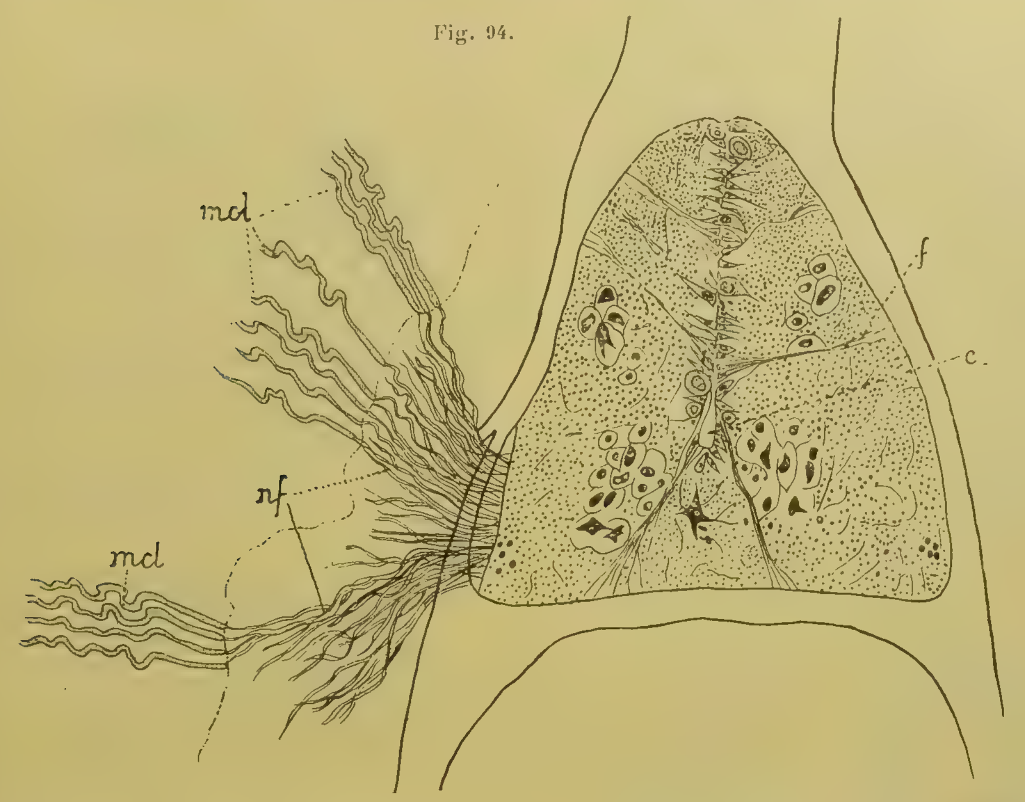
Le tube lui-même est formé d'un épithélium à petites cellules cubiques ciliées. Les cils de l'orifice atrial sont beaucoup plus longs et plus actifs. Dans les orifices infundibuliformes donnant dans le cœlome, se trouvent entremêlées aux cellules épithéliales qui les tapissent de curieuses cellules (*c.*) très longuement pédiculées et terminées par un renflement sphérique. Elles donnent l'impression de bouquets de Vorticelles. Elles jouent très probablement le rôle d'éléments excréteurs, mais on ne sait rien de précis à leur égard : ce sont les *cellules pédonculées* de Boveri (*Fadenzellen*).

A ces organes s'adjoignent autant de petits plexus vasculaires formés par le vaisseau le plus externe du septum et de la languette correspondant à chaque tube (**14**, *fig. 1*, *r.*). Ces vaisseaux, avant de se jeter dans le tronc aortique correspondant se résolvent en un réseau qui couvre le tube de ses mailles. Il y a là un appareil excréteur très remarquable par sa ressemblance avec certaines phases embryonnaires de l'appareil néphrétique embryonnaire des Vertébrés.

On cite en outre, d'ordinaire, comme organe excréteur, le prétendu *nephridium céphalique* de Hatschek; mais nous avons vu (p. 86) que, d'après les récentes recherches de Legros [98], cet organe est en réalité un tube hypophysaire.

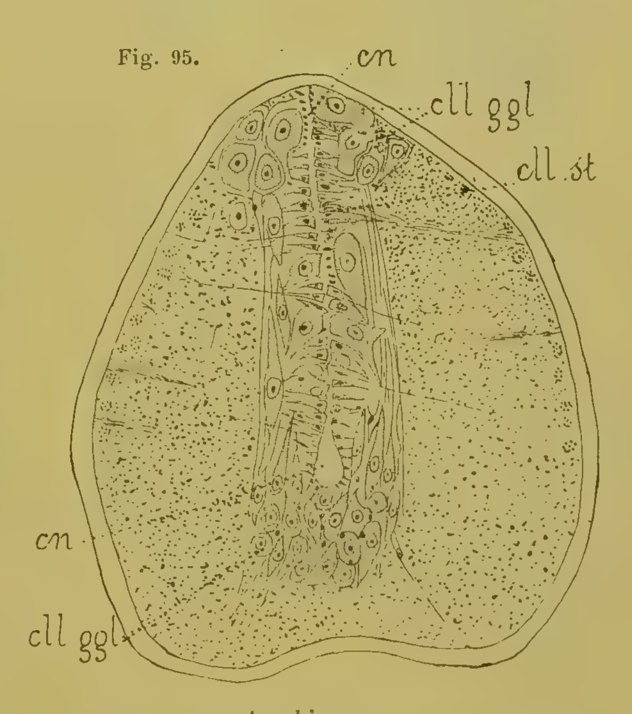
Système nerveux. — Nous décrirons séparément le système nerveux central, constitué par le cordon médullaire dorsal, et le système périphérique, constitué par les nerfs.

Cordon nerveux médullaire. — Ce cordon ou plutôt ce tube nerveux



Amphioxus. Coupe transversale du cordon nerveux dorsal dans la région moyenne du corps (d'ap. Rohde).
c., canal de l'épendyme; **f.**, faisceaux de soutien; **mcl.**, muscles; **nf.**, nerfs.

est couché dans le canal creusé dans la substance squelettogène en arrière de la notocorde. Il a la forme d'un prisme triangulaire isocèle dont l'arête impaire est dorsale (fig. 94, 95 et 96); il est en outre renflé dans sa partie moyenne et atténué aux deux bouts. L'extrémité inférieure va en s'effilant progressivement en un filament terminé par un tout petit renflement olivaire. L'extrémité supérieure, au contraire, s'amincit très peu et se termine par une extrémité coupée à pic (fig. 97, 98). C'est un fait presque unique dans le règne animal, le cordon nerveux, qu'il soit dorsal ou ventral, se renflant toujours dans la région

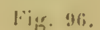


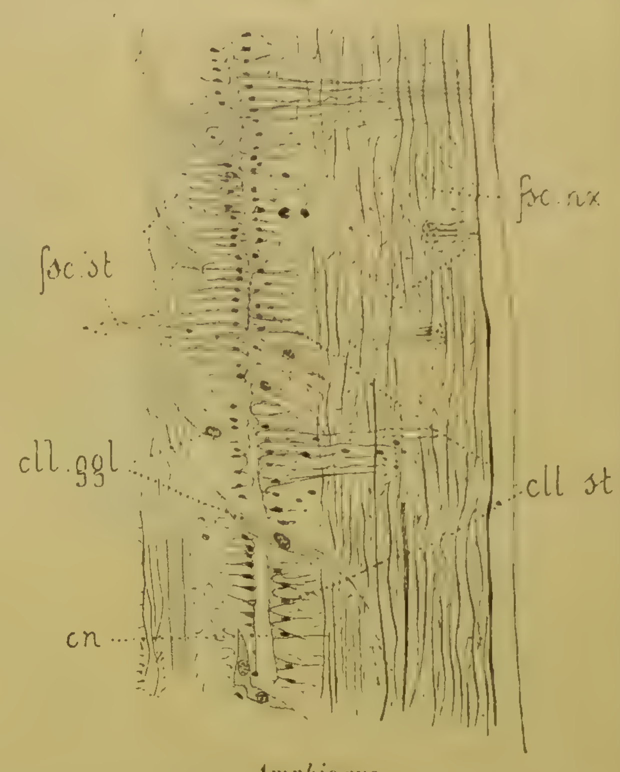
Amphioxus.
Coupe transversale de la moelle (d'ap. Rohde).
cll. ggl., cellules ganglionnaires; **cll. st.**, cellules de soutien; **cn.**, canal de l'épendyme.

céphalique. En longueur, il s'étend un peu moins que la notocorde qui le dépasse aux deux bouts, principalement en haut (¹).

En largeur, il est loin de remplir le canal qui le contient, et baigne dans un liquide lymphatique.

C'est un tube, avons-nous dit, mais son canal central est fort petit. Ce canal épendymaire communique avec la surface par une fissure (fig. 95, *cn.*) qui rejoint le bord dorsal et rappelle l'invagination ectodermique qui lui a donné naissance.


Fig. 96.



Amphioxus.
Coupe longitudinale de la moelle (d'ap. Rohde).

fsc., nx., faisceaux de fibres nerveuses; **fsc. st.**, faisceaux de soutien: **cll. ggl.**, cellules ganglionnaires: **cll. st.**, cellules de soutien; **cn.**, canal de l'épendyme.

En haut, dans la partie non renflée qui occupe la place du renflement céphalique des Vertébrés, le canal se dilate en une large cavité rappelant les ventricules de ces animaux (fig. 98, *cv.*).

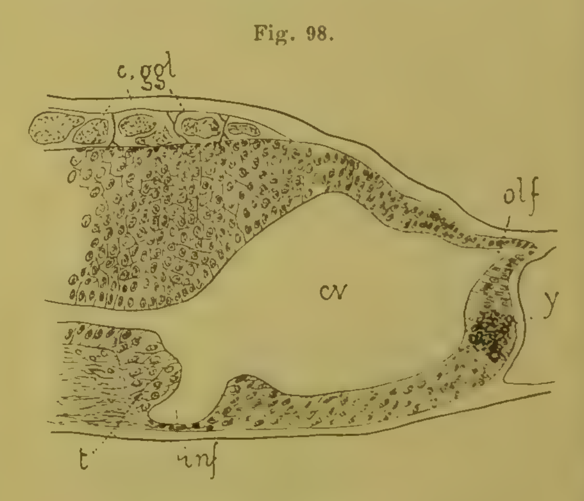
Fig. 97.



Amphioxus.
Coupe longitudinale du cordon nerveux dorsal au niveau de la vésicule cérébrale (d'ap. Rohde).

Ce ventricule se prolonge en haut en un petit diverticule (*olf.*) qui se termine en cul-de-sac (chez l'adulte du moins) dans le *pédoncule olfactif*, prolongement qui s'avance de l'extrémité supérieure du cerveau vers la fossette olfactive située à gauche sur le dos de la tête. Sur le plancher ventral du ventricule,

Fig. 98.



Amphioxus.
Section sagittale de la vésicule cérébrale (d'ap. Kupffer).

c. ggl., cellules ganglionnaires; **cv.**, cavité de la vésicule cérébrale; **inf.**, infundibulum; **olf.**, lobe olfactif; **t.**, tubercule postérieur; **y.**, tache pigmentaire.

(¹) En bas, Retzius l'a vu parfois se continuer au delà du renflement olivaire en un filament qui contourne l'extrémité de la notocorde.

CEPHALOCHORDIA

(*Amphioxus*)

(TYPE MORPHOLOGIQUE)

(*Suite*).

Système nerveux.

ann. lb., anneau nerveux labial (de Fusari) formé par les nerfs profonds de la cavité buccale. Cet anneau est accolé à la face interne du muscle labial;
ann. vl., anneau nerveux du velum;
crd. n., cordon nerveux dorsal;
lb., lèvre;
mcl., muscles;
n. 1, n. 2, n. 3, etc., première, deuxième, troisième, etc., paires de nerfs;
nch., notocorde;
n. mt., nerfs moteurs;
r. d., rameau nerveux dorsal;
r. v., rameau nerveux ventral;
rst., rostre.

(Dans les figures 1, 2 et 3 les nerfs du côté gauche ont été figurés en rouge et ceux du côté droit en bleu.)

Fig. 1. Système nerveux demi-schématique du côté droit de la tête (d'ap. dessin original inédit de Van Wijhe).

Fig. 2. Système nerveux demi-schématique, du côté gauche de la tête (d'ap. dessin original inédit de Van Wijhe).

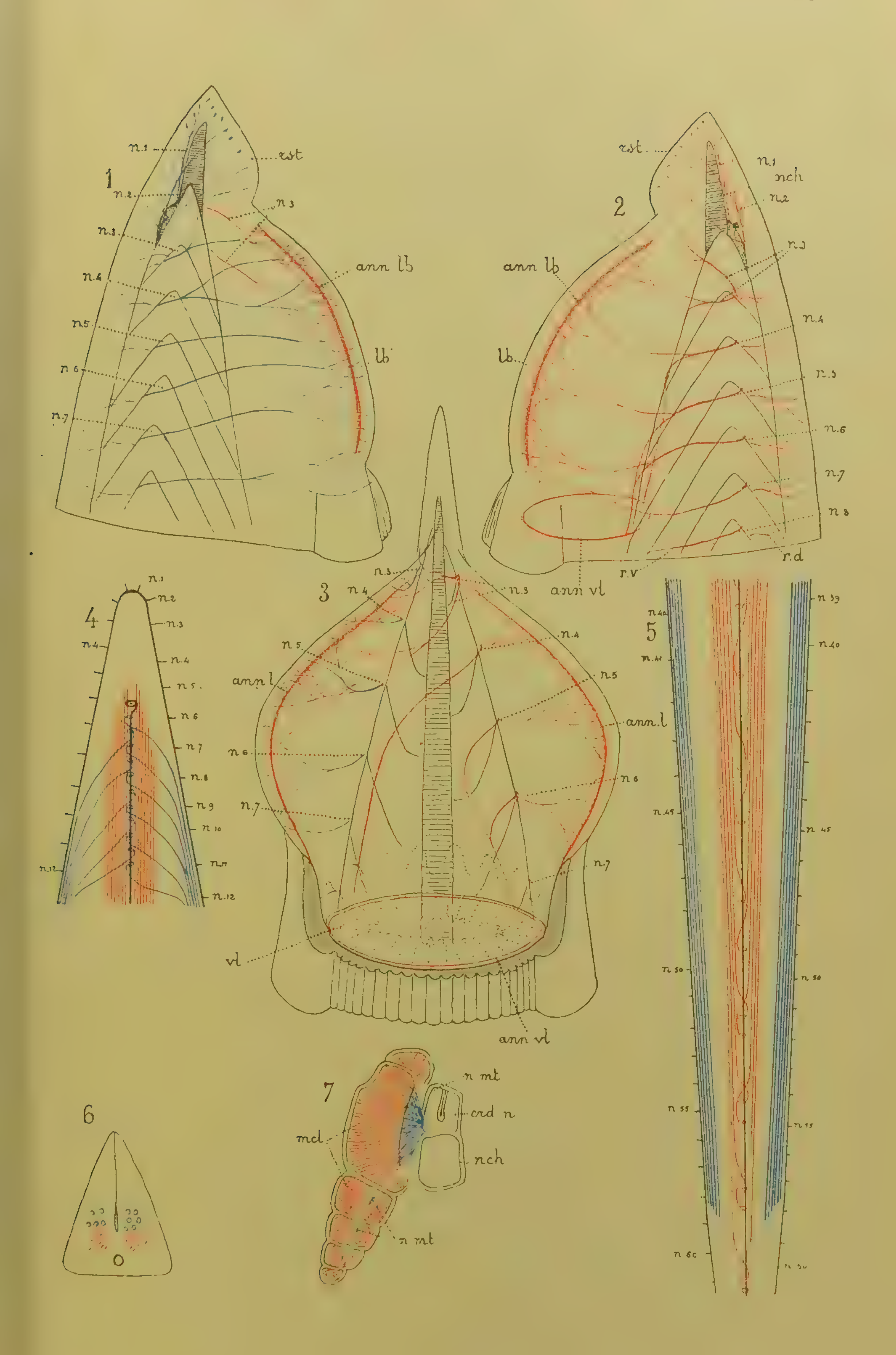
Fig. 3. Système nerveux de la région céphalique vu de face. Les nerfs du côté droit ne prennent aucune part à la formation du plexus profond de la paroi buccale, ni à celle de l'anneau nerveux labial, ni à celle de l'anneau nerveux du velum (d'ap. les données de Van Wijhe). (Sch.). — Le bord ventral de la bouche a été échancré pour laisser voir le velum.
(Les nerfs du côté droit sont représentés en bleu et ceux du côté gauche en rouge.)

Fig. 4. Schéma de l'extrémité supérieure du cordon nerveux dorsal montrant la disposition des cellules géantes et des faisceaux nerveux qui en partent (d'ap. Rohde).

Fig. 5. Schéma de l'extrémité inférieure du cordon nerveux dorsal montrant la disposition des cellules géantes et des faisceaux nerveux qui en partent (d'ap. Rohde).

Fig. 6. Coupe transversale schématique du cordon nerveux dorsal pour montrer le rapport des faisceaux nerveux partant des cellules géantes (d'ap. Rohde).

Fig 7. Coupe transversale montrant la distribution des nerfs moteurs (d'ap. Rohde).

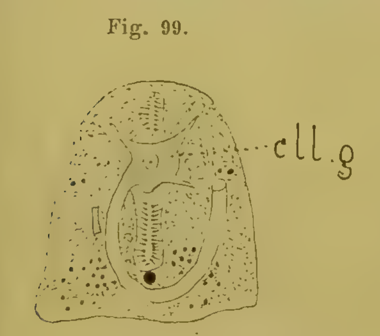

1
n.1
n.2
n.3
n.4
n5
n 6
n.7
rst
n 3
ann lb
lb
2
rst
n.1
nch
n.2
n.3
ann lb
lb
n.4
n.5
n.6
n.7
n 8
r.d
r.v
ann vl
3
n.3
n 4
n.3
n.4
n 5
ann l
n.5
ann.l
n 6
n 6
n.7
n.7
vl
ann vl
4
n.1
n.2
n.3
n.4
n.4
n 5
n 6
n 7
n.8
n 9
n 10
n.12
n.12
5
n 39
n 40
n 45
n 45
n 50
n 50
n 55
n 60
6
7
n mt
crd n
md
nch
n mt

vers sa partie inférieure, on remarque un petit diverticule, l'*infundibulum* (*inf.*), limité par une saillie située au-dessous de lui et que Kupffer appelle le *tuberculum posterius* (*t.*).

Sa *structure* est remarquable en ce qu'elle rappelle sous plus d'un rapport celle des embryons des Vertébrés et de certaines formes des Invertébrés. Sous une *enveloppe* méningée assez épaisse, se trouve un complexe de fibres et de cellules. Les fibres sont pour la plupart longitudinales et se présentent sous l'aspect d'un pointillé sur les coupes transversales; elles occupent, comme chez les Invertébrés, la périphérie, tandis que les cellules sont centrales. Celles-ci sont en effet groupées autour du canal central, où elles conservent une disposition nettement épithéliale (fig. 95). Mais elles sont de trois sortes : les unes, ayant évolué en éléments de soutien (*cll. st.*), donnent naissance à des prolongements radiaires qui traversent la moelle et lui forment une sorte de squelette; les secondes sont des éléments ganglionnaires (*cll. ggl.*); les dernières forment de petits organes sensitifs, visuels, qui seront décrits à propos du sens de la vue (V. p. 106). — Il y a enfin deux amas de grosses cellules multipolaires superficielles du côté dorsal un peu au-dessous du cerveau (fig. 98, *c. ggl.*), un dorsal entre les paires de nerfs 2 à 5, un ventral entre les paires 4 et 5.

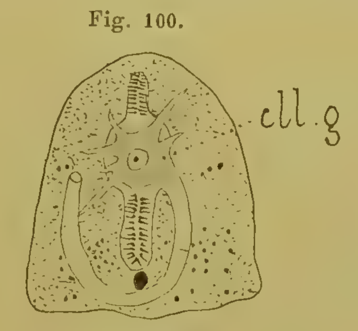
En outre de ces éléments, il existe un système très curieux de *cellules géantes* et de *fibres géantes* dont Rohde a fait une étude détaillée. Ces cellules sont au nombre de vingt-six que Rohde a désignées par les lettres de l'alphabet (y compris le W). Elles sont disposées en deux groupes, un groupe supérieur comprenant douze cellules (**16**, *fig.* 4) massées dans le

Fig. 99.



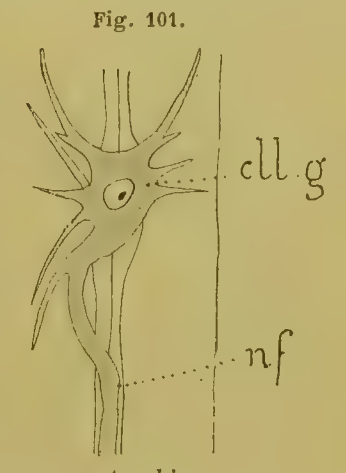
Amphioxus.
Coupe transverse de la moelle au niveau d'une cellule géante (d'ap. Rohde).
cll. g., cellule géante.

Fig. 100.



Amphioxus.
Coupe transverse de la moelle au niveau d'une cellule géante (d'ap. Rohde).
cll. g., cellule géante.

Fig. 101.

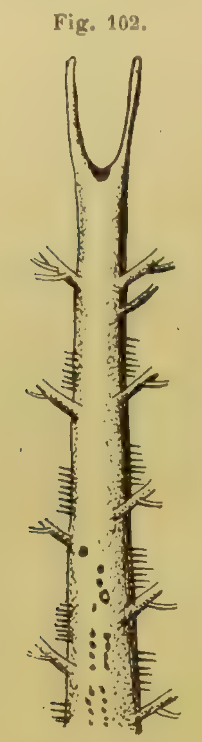


Amphioxus.
Reconstitution d'une cellule géante, vue de face (d'ap. Rohde).
cll. g., cellule géante; **nf.**, fibre de la cellule géante.

premier tiers de la moelle et un groupe inférieur formé des quatorze cellules espacées dans le tiers inférieur (**16**, *fig.* 5). Le tiers moyen en est dépourvu. Toutes ces cellules sont multipolaires et situées dans l'axe du canal central (fig. 99 et 100, *cll. g.*). Chacune émet, outre les prolongements multiples peu considérables, un prolongement principal qui est une fibre géante (fig. 101, *nf.*). La fibre de la première

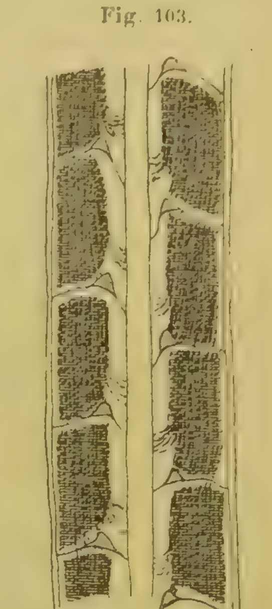
cellule se place dans le plan sagittal, en avant du canal médullaire et peut être poursuivie loin vers l'extrémité inférieure de la moelle. Celles des autres cellules ne sont pas médianes : elles partent alternativement à droite et à gauche, plongent dans la substance fibreuse, contournent le canal médullaire du côté ventral, passent du côté opposé et là, prennent une direction longitudinale qu'elles n'abandonnent plus. Celles du groupe supérieur (**16**, *fig.* 4) vont de haut en bas, celles du groupe inférieur de bas en haut (**16**, *fig.* 5).

Fig. 102.



Amphioxus. Extrémité supérieure du cordon nerveux dorsal (d'ap. Schneider).

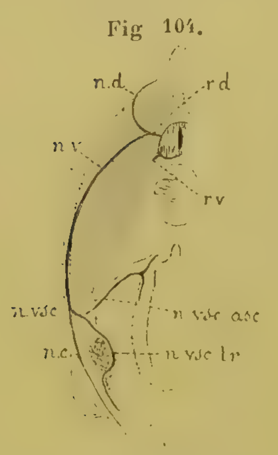
Fig. 103.



Amphioxus. Distribution des racines nerveuses dans chaque mélamère musculaire (d'ap. Rohde).

Système nerveux périphérique. — De la moelle partent latéralement des paires nerveuses correspondant aux myotomes et par conséquent alternant (fig. 102), comme ceux-ci, d'un côté à l'autre. Tous ces nerfs sont semblables, sauf ceux de l'extrémité céphalique, aussi décrirons-nous seulement ceux formant une paire quelconque dans la partie moyenne du corps. Il naît de chaque côté, dans chaque métamère musculaire (fig. 103) deux nerfs (fig. 104, *r. d.* et *r. v.*), un dorsal et un ventral. On leur donne souvent le nom de *racines* nerveuses, en les comparant aux racines des nerfs des Vertébrés; mais, bien qu'elles soient la ventrale motrice et la dorsale principalement sensitive, elles diffèrent des racines des nerfs rachidiens par plusieurs importants caractères : 1° elles ne se réunissent pas en un nerf mixte et se rendent indépendamment à leur destination respective; elles ne sont donc pas des racines d'un même nerf, mais des nerfs indépendants ; 2° le nerf dorsal n'a pas de ganglion; 3° ce même nerf dorsal est mixte par lui-même.

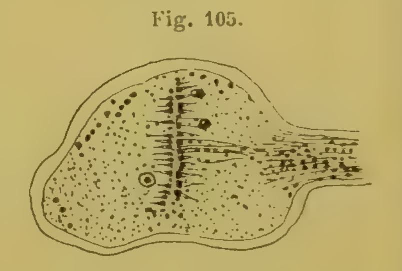
Fig 104.



Amphioxus. Schéma des nerfs rachidiens.

n. c., nerf cutané de la face ventrale; **n. d.**, nerf dorsal; **n. v.**, nerf ventral; **n. vsc.**, nerf viscéral; **n. vsc. asc.**, rameau viscéral ascendant; **n. vsc. tr.**, viscéral transverse; **r. d.**, racine dorsale; **r. v.**, racine ventrale.

Fig. 105.



Amphioxus. Coupe transversale du cordon nerveux dorsal au niveau d'un nerf sensitif gauche (d'ap. Rohde).

Le *nerf dorsal* (fig. 104, *r. d.*) naît (fig. 105) sous la forme d'un cordon unique, volumineux, entouré par

un prolongement de l'enveloppe méningée de la moelle. Son origine réelle se fait souvent en face d'une cellule géante, mais toujours sans recevoir aucun filament ni de cette cellule ni de la fibre géante qui en part. A l'entrée dans la moelle, ses fibres se divisent en deux groupes, un qui se continue avec les fibres longitudinales du même côté, un qui se rend aux cellules ganglionnaires péri-épendymaires et se met en relation avec elles.

Ce nerf plonge dans le myocomme qui sépare le myomère auquel il appartient de celui situé immédiatement au-dessous; avant d'arriver à la peau, il se divise en deux branches qui, cheminant dans la couche conjonctive se portent l'une vers le dos (fig. 104, *n. d.*), l'autre vers le ventre (*n. v.*). La première, *branche dorsale*, s'épuise dans les téguments dorsaux auxquels elle fournit la sensibilité. La seconde, *branche ventrale*, fournit de même la sensibilité aux téguments des parties latérale (*n. v.*) et ventrale (*n. c.*); mais, au niveau du bord antérieur du muscle pariétal, elle émet en dedans une branche viscérale (*n. vsc.*) qui passe sous les glandes génitales et se divise en deux rameaux dits *viscéral transverse* et *viscéral ascendant*. Le *viscéral transverse* se porte à la face viscérale des muscles ventraux et forme là un *plexus sympathique* très riche qui innerve les muscles ventraux et la séreuse qui les recouvre. Le *viscéral ascendant* se porte dorsalement en suivant la face interne du muscle pariétal, atteint l'insertion pariétale du ligament dentelé, passe dans ce ligament et arrive en le suivant à la paroi pharyngienne, où il se jette dans un *plexus branchial* étalé sur la branchie (¹). Les nerfs viscéraux n'existent que du velum au spiraculum. Entre l'extrémité inférieure de la branchie et le spiraculum, la terminaison des branches viscérales ascendantes n'est pas bien connue : elle paraît se faire sur le tube digestif. L'anus est innervé par le 14ᵉ nerf dorsal gauche en comptant à partir de la queue et peut-être par les 15ᵉ et 16ᵉ gauches et le 13ᵉ droit.

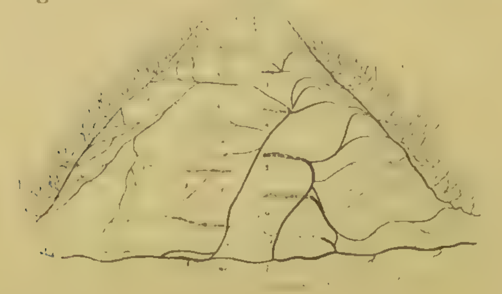
Le *nerf ventral* (fig. 104, *r. v.*) se comporte tout autrement. Il naît par un faisceau de fines fibrilles sans enveloppe qui se jettent immédiatement dans le myomère pariétal correspondant (c'est-à-dire celui situé immédiatement au-dessus de lui) et l'innervent. Il est exclusivement moteur.

Dans la région céphalique, les nerfs dorsaux 3 à 7 servent à l'innervation de la bouche, des cirres et du velum. Leurs *branches dorsales*, semblables à droite et à gauche, fournissent un plexus externe qui s'étend sous l'épiderme cutané des parois buccales et des cirres, leur fournit la sensibilité et innerve probablement le muscle labial externe. Sous l'épithélium de la face interne ou muqueuse de la bouche, règne un autre plexus; mais ce plexus interne ne pénètre pas dans les cirres et VAN WIJHE a constaté qu'il est fourni uniquement par les *branches ventrales* ou *viscérales* des 3ᵉ à 7ᵉ nerfs dorsaux du côté gauche (**16**, *fig. 2*, n_3 à n_7 et *fig. 3*); il forme l'anneau nerveux labial dit *plexus de Fusari* (*ann. lb.*)

(¹) Le prétendu *nerf pneumogastrique* allant de la région céphalique à la branchie n'est qu'une illusion résultant de la vue en coupe du plexus du ligament dentelé.

dont la moitié droite est fournie par les 2e et 3e nerf du côté gauche. Les recherches d'HEYMANS et VAN DER STRICHT [98] ont confirmé ces résultats (fig. 105 *bis*). Le velum tout entier est innervé par les 4e à 7e branches viscérales des nerfs dorsaux gauches qui forment là un anneau nerveux (**16**, *fig. 2* et *3*, *ann. vl.*). Ce sont là de nouveaux exemples de l'asymétrie de l'Amphioxus (1).

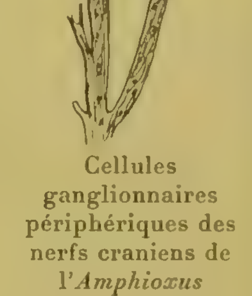
Fig. 105 *bis*.



Système nerveux de la région buccale vu de face (d'apr. Heymans et Van der Stricht).

Enfin, les deux premiers nerfs (**16**, *fig. 1* et *2*, n_1 et n_2) sont encore plus différents de ceux de la partie moyenne du tronc. Ils n'ont pas de partie ventrale motrice, le premier myotome étant innervé par le nerf n° 3 situé dans le myocomme interposé aux myomères 1 et 2. Ils sont entièrement symétriques d'un côté à l'autre. Ceux de la première paire se portent directement en haut vers le rostre. Ceux de la deuxième paire partent sur les côtés et se rendent aux parties latérales du rostre. L'un et l'autre ne comprend que des filets sensitifs. Ils ont ceci de remarquable qu'avant d'atteindre l'épiderme, leurs ramifications portent de petits renflements ganglionnaires (fig. 106).

Fig. 106.

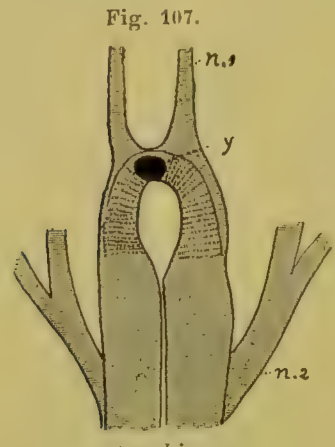


Cellules ganglionnaires périphériques des nerfs craniens de l'*Amphioxus* (d'ap. Fusari).

Sens. — Sauf l'ouïe, tous les sens existent.

Le *toucher* a pour organes les *cellules sensitives* que nous avons fait connaître en décrivant l'épiderme. C'est à ce sens aussi, sans doute, qu'il faut rapporter les *boutons sensitifs* des faces latérales des cirres et peut-être ceux du velum, à moins qu'on ne préfère rattacher ces derniers à une fonction gustative. Ces boutons sensitifs sont de simples renflements épithéliaux, plus saillants que le reste de l'épiderme, formés de cellules disposées en gerbe de blé, les unes ordinaires, avec un cil vibratile, les autres sensitives chez lesquelles le cil est remplacé par un poil sensitif immobile.

Fig. 107.



Amphioxus. Aspect ventral du cerveau (d'ap. Langerhans).

n. 1, **n. 2**, 1re et 2e paires de nerfs; **y.**, tache pigmentaire.

La *vue* a pour organe principal une *tache pigmentaire* située dans l'épaisseur même de la paroi de la vésicule cérébrale, sur la ligne médiane

(1) VAN WIJHE a émis l'idée que la bouche est innervée par le côté gauche, parce qu'elle est morphologiquement et primitivement un organe gauche qu'il compare à l'évent gauche des Sélaciens, tandis que l'évent droit serait représenté par un organe larvaire, la *glande en massue*.

CEPHALOCHORDIA

(*Amphioxus*)

(TYPE MORPHOLOGIQUE)

(*Suite.*)

Organes génitaux.

cl., cloison séparant le sac génital du sclérotome;
g., glande génitale;
mcl., muscles latéraux;
mcl. v., muscles ventraux;
myc., myocommes;
ntc., notocorde;
v., vaisseau génital.

Fig. 1. Aspect des organes génitaux d'un individu de 5mm de longueur vu latéralement (d'ap. Boveri).

Fig. 2, 3 et 4. Trois stades successifs faisant suite à celui qui a été représenté dans la figure 1 (d'ap. Boveri).

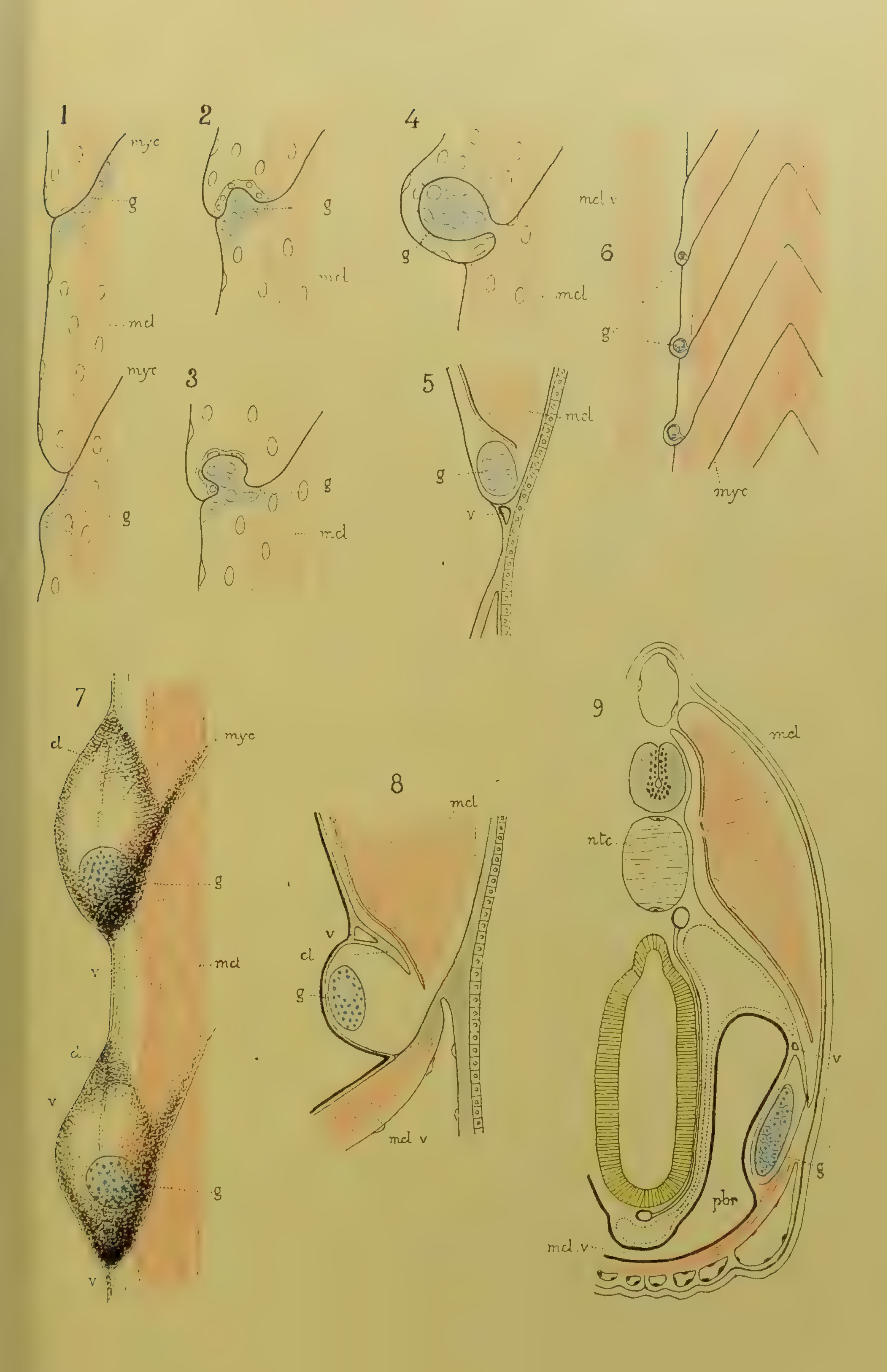
Fig. 5. Coupe transversale du stade représenté dans la figure 4 (d'ap. Boveri).

Fig. 6. Aspect des organes génitaux d'un individu de 9mm de longueur, vu latéralement (d'ap. Boveri).

Fig. 7. Disposition des sacs génitaux et formation des cloisons qui les isolent du sclérotome (d'ap. Boveri).

Fig. 8. Coupe transversale du sac génital au stade représenté dans la figure 7 (d'ap. Boveri).

Fig. 9. Coupe transversale du corps montrant la position du sac génital par rapport aux autres organes (im. Boveri et Hatschek).

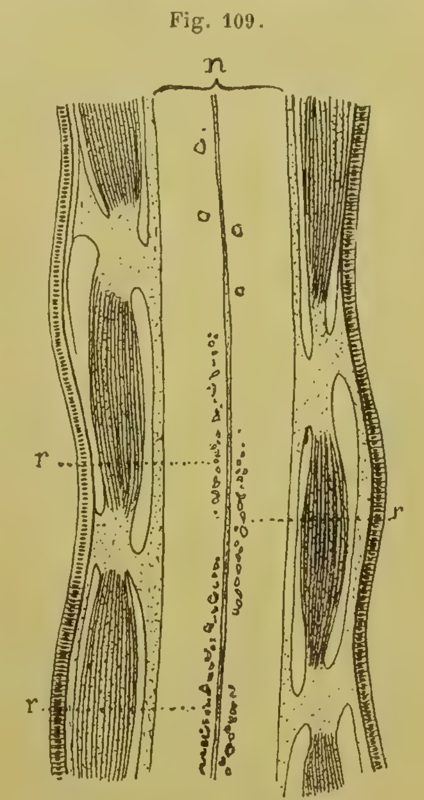

1
2
3
4
5
6
7
8
9
myc
g
mcl
mcl v
v
cl
ntc
pbr
mcl.v

à son extrémité supérieure (fig. 107, *y.*). Mais, en outre de cet œil cérébral, il existe une multitude de petits appareils contenus dans la moelle et qui, par leur structure, semblent bien devoir être les organes de sensations visuelles dont on a reconnu l'existence dans cette partie du corps. Dès longtemps on avait constaté l'existence de taches pigmentaires le long du canal épendymaire. Mais HESSE [98] a reconnu que ces taches avaient une distribution (fig. 108, *r.*) et une structure particulières. Elles commencent (fig. 109) dans le 3e myomère, où on en trouve deux de chaque côté ; puis, dans chacun des myomères suivants il y en a de chaque côté un groupe qui en comprend vingt-cinq et plus. Vers la queue, leur nombre diminue progressivement. Dans chaque groupe, elles sont disposées à la file en suivant la longueur du canal épendymendaire ; leur distribution est donc strictement métamérique et, comme pour les myomères, les groupes du côté gauche chevauchent d'un demi-métamère vers la tête par rapport aux groupes du côté droit (fig. 109, *r.*). Chaque tache est, en réalité, un petit organe formé de deux cellules : 1° une *cellule pigmentaire* conformée en cupule (fig. 110 et 111, *c.*), entièrement remplie de pigment et ne laissant que difficilement reconnaître son noyau saillant du côté convexe ; 2° une *cellule sensitive* (*a.*) enchâssée dans la cupule pigmentaire et présentant du côté opposé un contour polygonal dont un des angles au moins se continue en un court prolongement qui, sans doute,

Fig. 108.

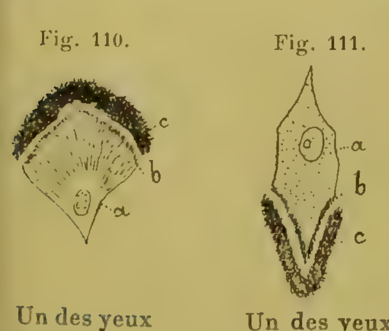
Disposition des yeux de Hesse dans la région supérieure du corps de l'*Amphioxus* (d'ap. Hesse).

Fig. 109.



Coupe frontale du corps de l'*Amphioxus* passant par les organes de Hesse (d'ap. Hesse).

Fig. 110. Fig. 111.



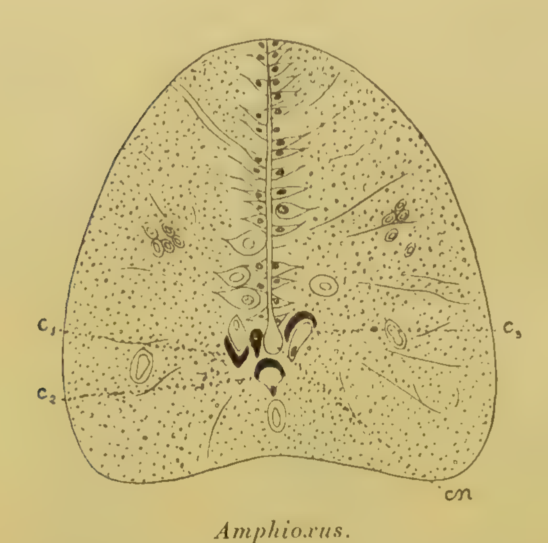
Un des yeux placé en avant du canal de l'épendyme (im. Hesse).

Un des yeux placé sur les côtés du canal de l'épendyme (d'ap. Hesse).

a., cellule sensitive ; **b.**, batonnets ; **c.**, cellule pigmentaire.

se met en relation avec une fibre nerveuse. La cellule contient un noyau et, parallèlement à la cupule pigmentaire, une zone (*b.*) où le protoplasma se montre formé de fines fibrilles serrées les unes contre les autres. Ces fibrilles restent d'ailleurs séparées de la cupule par une étroite zone homogène, tandis que du côté opposé elles se perdent dans les fibrilles cytoplasmiques qui convergent plus ou moins vers le prolongement nerveux.

Fig. 112.



Amphioxus.
Coupe transversale du cordon nerveux aux environs du 5e segment (d'ap. Hesse).
c 1, **c** 2, **c** 3, yeux de Hesse autour du canal de l'épendyme: **cn.**, canal de l'épendyme.

Il est à remarquer que les cupules du côté gauche (fig. 112, c_2 et c_3) regardent en arrière et à gauche, et celles du côté droit (c_1) en avant et à droite, à 180° des précédentes. Nous verrons, à propos de la physiologie, qu'il n'y a guère d'explication physiologique de cette disposition qui, peut-être, n'est que l'expression d'une de ces asymétries dont l'Amphioxus présente tant d'autres exemples. Notons que cette orientation n'est pas rigoureuse, de nombreuses cupules se dévient dans une direction plus ou moins différente (1).

L'*odorat* s'exerce par la *fossette olfactive* que nous avons décrite sur le dos de la tête du côté gauche. Cette fossette étroite et assez profonde est dirigée en bas et en dedans vers le cerveau; elle est tapissée de cellules vibratiles. Elle se termine en cul-de-sac, mais la vésicule cérébrale envoie vers elle un prolongement nerveux (fig. 98, *olf.*), véritable lobe olfatif creux, mais terminé lui aussi en cœcum à l'extrémité.

Le *goût* enfin, si vraiment il existe, pourrait avoir pour organe la *fossette de Hatschek* que nous avons décrite à la voûte dorsale de la cavité buccale. Cependant l'épithélium de cette fossette ne présente pas de caractère spécial. — Nous avons déjà mentionné les boutons sétigères des cirres et surtout ceux du velum comme pouvant contribuer à cette fonction (2).

Appareil reproducteur. — Les sexes sont séparés, mais si parfaitement semblables qu'il faut l'examen des produits sexuels pour les distinguer. Nous décrirons donc les glandes reproductrices sans distinction de sexe,

(1) Krause [98] objecte à la théorie de Hesse que le pigment a pris la forme d'une cupule comme celui des cellules pigmentaires de la peau humaine en se moulant sur le noyau. Mais il ne remarque pas que la cupule pigmentaire appartient à une cellule distincte et que la partie sur laquelle il se moule n'est pas le noyau de la cellule où il se trouve, mais une seconde cellule entière.

(2) Rolph décrit dans l'endostyle des papilles épithéliales semblables à celle du velum. Mais cette opinion, contredite par Langerhans, semble reposer sur une erreur d'interprétation.

quitte, à l'occasion, à indiquer les quelques différences qui distinguent l'ovaire et le testicule.

Ces glandes sont disposées métamériquement, en correspondance avec les myomères, mais ne se rencontrent que dans la partie moyenne du corps ; il y en a vingt-six paires correspondant aux myomères n° 10 à 35 inclusivement, le n° 36 étant celui qui correspond au spiraculum ; mais souvent ceux des extrémités sont peu ou point développés. On les voit de l'extérieur, à travers la peau transparente (**12**, *fig. 1*, *gl. gtx.*), en avant du bord ventral des muscles pariétaux, sous lequel ils s'avancent plus ou moins. Leur aspect est celui de petites masses ovoïdes blanchâtres, comprimées les unes contre les autres quand elles sont bien développées. Mais c'est à l'intérieur du corps qu'elles font saillie, dans la cavité péribranchiale (**13**, *fig. 1* et *2*, *gtx.*) où elles forment deux séries parallèles, comblant à maturité l'espace entre la paroi du corps et le pharynx, comprimant même celui-ci entre elles.

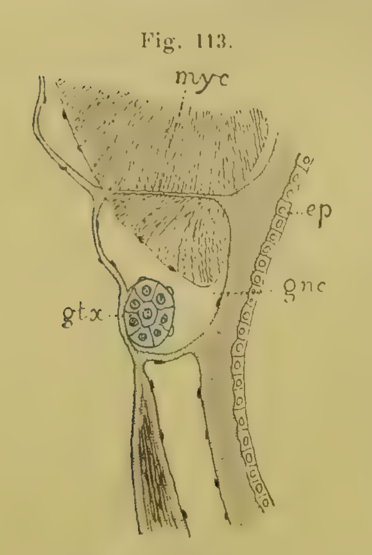
Examinées individuellement, elles se montrent sous l'aspect d'une vésicule remplie par les produits sexuels et dépourvue de tout canal excréteur. Elles sont si superficielles sous la paroi péribranchiale qu'on les croirait immédiatement contenues dans le cœlome sous-jacent. Il n'en est rien ; elles sont plus profondes et ont subi, depuis leur point d'origine, une migration très remarquable, et c'est seulement en décrivant cette migration que nous pouvons rendre compte des couches qui les séparent du dehors. Mais pour cela, il nous faut, une fois encore empiéter, sur l'embryogénie de l'animal.

Reportons-nous au moment où le cœlome et ses dépendances (V. p. 80) sont en train de se constituer. Les vésicules mésodermiques closes, formées par des évaginations du sac endodermique, se sont divisées en deux parties, une ventrale et une dorsale (fig. 86, B). La première a résorbé ses cloisons de séparation de manière à former un cœlome continu. La seconde est restée close de tous côtés et a formé deux diverticules, un dorsal externe, le *myocœle*, reste de la cavité primitive, réduit à une fente par suite du développement des muscles, et un dorsal interne, le *sclérocœle*, formé secondairement entre les muscles et la corde. Outre ces diverticules, il y avait encore un prolongement ventral interne s'insinuant entre la paroi du corps et le cœlome ventral. Nous avons vu l'évolution du myotome (*myt.*) et du sclérotome (*scl.*) pour la formation des muscles et du système squelettique, mais nous n'avons pas suivi celle du prolongement ventral (*gt.*). Or ce prolongement, après avoir donné le canal métapleural qui s'en sépare par un étranglement puis se détache complètement de lui, reste à l'état de diverticule. C'est ce diverticule ou plutôt ce simple recoin de la cavité myocœlienne, car il continue à communiquer largement en arrière avec cette cavité, qui va donner naissance à la glande génitale (**17**, *fig. 9*, *g.*).

Ses parois horizontales ne sont, on le voit, que la portion ventrale et externe des myocommes et ces parois ont la même structure que

ces myocommes, savoir : une lame conjonctive (**17**, *fig. 1*, *myc.*) entre deux feuillets épithéliaux appartenant chacun à l'une des cavités myotomiques que sépare la cloison myocommienne. La première apparition des éléments germinaux a lieu à la face inférieure de chacune de ces parois horizontales. Elles ne sont point un élément surajouté; ce sont les cellules mêmes de l'épithélium pariétal qui évoluent pour former la glande génitale. Celle-ci est donc d'origine épithéliale, myotomique, indirectement cœlomique, plus indirectement endodermique. Ces cellules forment une petite masse (*g.*) qui foisonne rapidement et, sur l'Amphioxus mesurant quelques millimètres, font bomber la paroi myocommienne à laquelle elles appartiennent vers le haut, dans la cavité myocélienne immédiatement sus-jacente (**17**, *fig. 2*, *g.*). Ce bombement devient une vésicule piriforme (**17**, *fig. 3*, *g.*) à cavité virtuelle, qui se pédiculise (**17**, *fig. 4*) de plus en plus et qui finit, la paroi se refermant au-dessous d'elle, par être entièrement contenue dans la cavité myocœlienne sus-jacente (fig. 113, *gnc.*), étant rattachée par un pédicule à la paroi inférieure de cette cavité. Les cellules germinales ayant refoulé les feuillets de la paroi sans les perforer, on voit que la petite vésicule piriforme génitale comprend, autour de ces cellules qui en occupent le centre, deux enveloppes : une interne conjonctive, continuation de la couche conjonctive du myocomme et une externe formée par la réflexion de l'épithélium de la face supérieure du myocomme. Voilà donc une première migration verticale qui fait avancer tous les rudiments génitaux d'un rang vers le haut dans la série des myomères.

Fig. 113.



Amphioxus.
Coupe transversale de la région génitale (d'ap. Legros).

ep., épiderme; **gnc.**, gonocœle; **gtx.**, glande génitale; **myc.**, myocœle.

Nous allons assister maintenant à une migration horizontale destinée à les rapprocher de la cavité péribranchiale.

La portion du myocœle qui contient la vésicule génitale pédiculée se sépare peu à peu du reste du myocœle par un étranglement progressif (**17**, *fig. 7* et *8*) et finit par s'en détacher tout à fait en une vésicule indépendante. Continuant à appliquer la nomenclature de Boveri, nous appellerons, avec Legros [96], cette vésicule le *gonotome* et sa cavité le *gonocœle*. On voit que le gonotome et le gonocœle sont des dérivés ventraux du myotome et du myocœle primitifs, comme le sclérotome et le sclérocœle en sont des dérivés du côté dorsal.

Le gonotome bombe de plus en plus vers l'intérieur, vers la cavité cœlomique et, si le cœlome conservait ici la disposition habituelle, la vésicule génitale ferait saillie dans le cœlome, sous sa paroi péritonéale, comme la vésicule du fiel, par exemple, ou la vessie urinaire chez les Mammifères font saillie dans la cavité abdominale. Mais quand la cavité

péribranchiale se forme et refoule la cavité générale, elle s'accole aux vésicules génitales et fait disparaître la cavité générale à ce niveau, en sorte qu'elle contracte avec ces vésicules génitales exactement les rapports qu'aurait avec elles la cavité générale si celle-ci avait conservé ses dispositions habituelles (**17**, *fig. 9*). Les couches que l'on rencontrerait en allant de la cavité péribranchiale vers les glandes génitales seraient donc, si le cœlome n'avait pas disparu : 1° l'épithélium péribranchial et la couche conjonctive qui le double; 2° la couche conjonctive et l'épithélium du feuillet viscéral du péritoine refoulés par l'invagination péribranchiale; 3° la cavité générale; 4° l'épithélium du feuillet pariétal du péritoine; 5° la couche squelettogène limitant la paroi du corps, ne faisant qu'un avec la couche conjonctive sous-jacente au feuillet n° 4; 6° un espace blastocœlien; 7° la couche conjonctive et l'épithélium du gonotome; 8° le gonocœle; 9° l'épithélium et la couche conjonctive entourant la vésicule génitale; 10° enfin les cellules germinales, puis la cavité centrale de la glande, cette dernière, virtuelle au début, mais devenant bien vite réelle et même assez spacieuse. Mais, par suite de l'accolement de certains feuillets entre eux, les couches 2, 3, 4 disparaissent et 6 devient virtuel.

Cela étant bien compris, l'évolution des vésicules génitales sera bien vite expliquée.

Le pédicule, qui d'abord correspondait à la face inférieure de la glande, subit un déplacement et s'insère maintenant à la face interne. À l'intérieur, les cellules se multiplient et forment dans la cavité de la vésicule des lobes radiaires irréguliers qui partent de la paroi externe et convergent vers le hile. Dans le testicule, elles évoluent en spermatozoïdes, tombent dans la cavité de la vésicule et s'échappent à maturité par une ouverture qui se perce dans le pédicule et les conduit dans la cavité péribranchiale. Ce pédicule fait donc fonction de spermiducte. Dans l'ovaire certaines cellules évoluent en éléments folliculaires qui se disposent en membrane autour des ovogonies. Celles-ci, en grossissant et foisonnant, effacent peu à peu la cavité centrale, en sorte que celle-ci n'est plus là au moment de la maturité pour les recevoir. Dès lors, les œufs sont obligés de faire saillie du côté de la cavité péribranchiale également, mais *à la surface externe* de la glande et ils tombent à maturité dans la cavité péribranchiale, entourés d'une enveloppe folliculaire, directement, sans avoir passé par la cavité de la glande ni par son pédicule. Les orifices par lesquels ils sortent sont de simples déchirures, d'ailleurs petites, l'ovule s'étant fortement pédiculé, et qui se cicatrisent après leur chute. Il y a là une explication mécanique bien intéressante due à Legros [96] de cet aspect de *glande retournée* émettant ses produits par sa face externe que présente l'ovaire chez tous les Vertébrés.

Ajoutons en terminant que, le long de la face interne de chacune des deux rangées de glandes génitales, règne une grosse veine (**17**, *fig. 9*, v.) recevant de lacunes contenues dans la couche conjonctive périglandu-

laire le sang qui a nourri ces glandes. Mais on ne sait ni où se jette cette veine, ni d'où vient le sang qui se rend aux glandes. C'est pour cela que nous n'en avons pas parlé en décrivant l'appareil circulatoire.

Physiologie.

Habitat. Attitude. — L'Amphioxus habite la mer. Il se tient dans le sable, depuis le niveau des basses mers jusqu'à une assez grande profondeur. On le prend à marée basse en fouillant avec une pelle et, au delà du niveau des marées, au moyen de dragues. Son attitude normale consiste à se tenir à peu près verticalement, planté dans le sable jusqu'à la tête, qui seule émerge à la surface. Quand on l'inquiète, il pénètre complètement dans le sable où il peut rester fort longtemps, ou, plus rarement, se lance à la nage en pleine eau. Lorsque, fatigué d'avoir nagé il retombe sur le sol, il reste allongé à plat toujours sur un côté par suite de l'impossibité de se tenir sur le ventre en raison de sa forme comprimée. Son pore olfactif et son anus, étant à gauche, il devrait se trouver plus à l'aise sur le côté droit. Cependant on n'a pas remarqué qu'il se tînt de préférence sur ce côté. D'ailleurs cette situation ne doit pas être bien fréquente à l'état physiologique. On l'observe surtout chez les animaux fatigués par un séjour plus ou moins long dans les aquariums. Normalement, après avoir nagé, il plonge dans le sable, d'où il se dégage ensuite, de manière à ne montrer que la tête pour prendre l'attitude qui lui est habituelle.

Locomotion. — Les prétendues nageoires, étant immobiles, ne peuvent lui servir que de quille ou de balancier; il nage par de vigoureuses inflexions latérales alternatives de tout son corps. Les muscles latéraux sont les agents de ce mouvement et leur segmentation doit avoir pour effet de rendre leur contraction plus rapide. Les muscles abdominaux n'interviennent pas et ne semblent servir qu'à comprimer la cavité péribranchiale pour aider à l'évacuation des produits sexuels. Grâce aux mouvements en question, l'animal nage dans l'eau d'une allure rapide mais désordonnée. Chose remarquable, il peut véritablement nager dans le sable. Effrayé, il y plonge la tête la première et y disparaît avec une telle promptitude qu'il est fort difficile de surprendre le *modus agendi*. En tout cas, il ne fait pas un trou progressivement, mais s'enfonce en droite ligne comme une flèche, en grande partie grâce à la vitesse acquise dans l'eau. C'est là surtout que la fermeté de son corps et la rigidité de son rostre soutenu par la corde dorsale, lui sont utiles. Sans doute, pendant ce temps les cirres sont croisés autour de la bouche et empêchent le sable d'y pénétrer [1].

---

[1] D'après LANGERHANS, le muscle externe des cirres servirait à faire saillir le cadre buccal et à incliner les cirres en dedans. Le muscle interne servirait à écarter les cirres. On ne voit pas très bien comment, insérés comme ils le sont, ils pourraient produire ces mouvements, surtout le dernier.

Alimentation. Respiration. — L'Amphioxus ne va point à la recherche de ses aliments; il ne chasse point, ne guette point de proie. Sous ce rapport, il ressemble entièrement aux Ascidies. Il se nourrit uniquement des particules alimentaires (Diatomées, Algues minuscules, débris de toute sorte) que peut contenir l'eau qu'il absorbe. C'est quand il est immobile, fiché dans le sable jusqu'au cou, qu'il se nourrit en même temps qu'il respire. La bouche est béante, les cirres sont écartés, les cils des fentes branchiales et ceux de l'appareil rotateur battent l'eau énergiquement et déterminent un courant vif et ininterrompu qui entre par la bouche et sort par le spiraculum. Pendant ce temps, le velum reste immobile, mais de temps en temps, brusquement, sous l'excitation de quelque sensation tactile ou gustative, on le voit se projeter brusquement en haut, comme le voile du palais quand on éternue, et expulser sans doute les particules ou la gorgée d'eau qui a déplu.

Dans le pharynx se fait le départ des particules alimentaires et de l'eau destinée à la respiration. Celle-ci prend la voie des fentes branchiales et de la cavité péribranchiale pour sortir par le spiraculum (¹); celles-là remontent vers le dos en suivant les arcs ciliés péripharyngiens, suivent la gouttière épipharyngienne jusqu'au cardia et là passent dans l'estomac. Les agents de ce mouvement sont les trois organes ciliés du pharynx : 1° l'endostyle, qui fournit une abondante mucosité et la conduit de bas en haut vers la base du velum; 2° les arcs péripharyngiens, qui la conduisent à la gouttière épipharyngienne; 3° cette gouttière, qui la dirige en bas vers l'estomac. Sans doute, la matière muqueuse se répand plus ou moins, comme chez les Ascidies, en travers de l'orifice d'entrée du pharynx; toujours est-il que l'on trouve, comme chez ces animaux, les particules alimentaires engluées dans le cordon muqueux et conduites par lui à l'estomac. Là, les particules font un un petit détour vers l'entrée du foie mais sans y pénétrer, traversent l'estomac et l'intestin et sortent par l'anus.

Circulation. — Le sang lancé par l'artère branchiale et ses bulbilles passe dans les vaisseaux des septa et, indirectement, dans ceux des languettes qui le conduisent aux réseaux des tubules néphridiens et aux aortes pharyngiennes, puis à l'artère dorsale de l'intestin, d'où il va à la veine intestinale après avoir traversé les lacunes intestinales. Cette veine le conduit au foie, d'où il est repris par la veine cave qui est l'origine de l'artère branchiale. Tout cela est fort clair; mais on comprend moins bien ce que va faire le sang dans le diverticule aortique du côté droit, ni comment il se comporte dans la portion céphalique des aortes. L'une d'elles sert-elle de veine par rapport à l'autre, ou le sang tombe-t-il dans des voies veineuses encore inconnues? On ne sait pas davantage com-

---

(¹) Quelques auteurs parlent des mouvements respiratoires communiqués au pharynx par les muscles des arcs branchiaux; mais on ne voit pas bien comment ces muscles, disposés comme ils le sont, pourraient produire de tels mouvements.

ment le sang se rend aux vésicules génitales, ni où le conduit la veine génitale.

Le liquide lymphatique ne circule pas, mais il peut osciller, surtout dans les grands canaux, comme ceux des métapleures.

Excrétion. — On ne sait point le rôle des entonnoirs atrio-cœlomiques. Sont-ils percés à leur extrémité supérieure cœlomique? permettent-ils au liquide cœlomique de sortir ou à l'eau d'entrer dans le cœlome? On ne sait. Lankester les croit percés et admet que de l'eau peut pénétrer par cette voie dans le cœlome lorque la tension est plus grande au dehors qu'au dedans de cette cavité. Mais rien de cela n'est certain.

La fonction du rein abdominal est sans doute identique à celles de tous les organes similaires. Les cellules précipitent à leur intérieur les produits usés et les laissent se redissoudre ensuite lentement et passer par osmose dans l'eau qui baigne la cavité péribranchiale. Peut-être aussi cet organe n'est-il qu'un rein d'accumulation complémentaire.

Quand aux tubules néphridiens, ayant en somme la structure d'un pronephros, ils doivent fonctionner comme cet organe, extraire les produits usés, à l'état liquide, du sang qui circule lentement dans le réseau vasculaire analogue à celui des glomérules des Vertébrés, recueillir ce liquide tombé dans le cœlome dorsal et l'évacuer dans la cavité péribranchiale.

Innervation. Sensation. — Nous ne savons rien de l'innervation.

L'existence des *sensations tactiles* est facile à vérifier en touchant l'animal, qui s'enfuit au contact d'une baguette de verre. Mais souvent il faut le heurter assez fortement pour le déterminer à s'enfuir. Les organes des cirres doivent avoir une sensibilité plus grande que le reste du corps.

Nous avons vu comment le velum répondait à des sensations de nature indéterminée, mais évidemment en rapport avec les fonctions alimentaire et respiratoire.

Du *goût* on ne sait rien, et c'est en se fondant seulement sur sa position qu'on attribue à la *fossette de Hatschek* une fonction gustative, quand, en réalité, on ne peut même pas affirmer qu'elle soit un organe des sens.

Il en est de même pour l'*olfaction*, sauf qu'ici les raisons anatomiques sont beaucoup plus puissantes que pour les fossettes de Hatschek.

La *vue*, au contraire, malgré l'imperfection extrême de son organe, est un sens assez fin. Evidemment, l'Amphioxus ne perçoit pas d'images, mais il perçoit vivement les sensations de lumière, car il est extrêmement lucifuge. Il suffit d'entrer la nuit avec une bougie dans une pièce où sont des Amphioxus dans un bac pour les voir aussitôt se lancer à la nage et se livrer à des mouvements désordonnés. Des expériences spéciales ont montré à Krause [97] que les yeux médullaires (qui n'étaient d'ailleurs connus à ce moment, avant le travail de Hesse [98],

que comme taches pigmentaires) sont sensibles à la lumière. Si, sur un Amphioxus au repos dans l'obscurité, on éclaire le corps au moyen d'une lentille concentrant des rayons lumineux privés de rayons calorifiques, l'animal s'enfuit aussitôt et cherche à se cacher. Hesse a cherché à trouver dans les attitudes la raison de l'orientation différente des yeux médullaires qui regardent, comme nous l'avons vu : ceux de gauche en arrière et à gauche, ceux de droite en avant et à droite. Mais il n'est arrivé à rien de bien satisfaisant. Il confirme le fait indiqué plus haut que l'animal au repos se tient couché indifféremment sur l'un ou l'autre côté. Il est vrai qu'étant debout dans le sable, il renverse fréquemment la face ventrale vers le haut; mais s'il est à la rigueur possible de voir là une explication suffisante de l'orientation d'une partie des yeux vers la face ventrale, il reste inexplicable que les yeux tournés de côté soient tous ceux d'un seul et même côté (le droit) (1).

Reproduction. — La maturité sexuelle se produit chez les adultes dès le printemps et dure jusqu'à l'automne. Les produits, évacués de la manière que nous avons décrite dans la cavité péribranchiale, sont expulsés par le spiraculum. Il n'y a rien de vrai dans l'opinion si longtemps admise de J. Müller que les œufs passaient dans les canaux métapleuraux et étaient évacués par de prétendus orifices de ces canaux sur les côtés de la bouche; rien de vrai non plus dans celle de Kovalevsky, et qui a encore cours, d'après laquelle les œufs passeraient par les fentes branchiales dans le pharynx et seraient rejetés par la bouche. Cela a pu avoir lieu, mais accidentellement.

La ponte a toujours lieu le soir à la tombée de la nuit. La fécondation abandonnée au hasard a lieu après la ponte.

Développement.

Segmentation. — L'œuf est pondu enveloppé dans sa membrane folliculaire, parfois improprement nommée membrane vitelline. Il est opaque et chargé d'une quantité modérée de substances lécithiques régulièrement réparties dans toute sa masse, en sorte que la régularité de sa segmentation en sera peu affectée. Dès que la fécondation a eu lieu, une grande quantité de liquide apparaît entre l'œuf et son enveloppe qui, étant très élastique, se distend fortement et le laisse au milieu d'un grand espace sphérique plein de liquide, où il accomplit les premières phases de son développement jusqu'à l'éclosion qui est d'ailleurs très précoce.

On n'a observé qu'un globule polaire (**18**, *fig. 1*, *g. p.*); mais il est bien probable que cela tient à une étude insuffisante de ces premiers stades, car il serait bien étonnant que l'Amphioxus fît exception à

---

(1) On a fait diverses expériences chimiques en vue de déterminer les fonctions visuelles du pigment des yeux médullaires, mais aucune n'autorise les conclusions physiologiques qu'on a voulu en tirer.

la règle générale d'après laquelle le globule unique caractérise la parthénogénèse.

La segmentation en deux, puis en quatre est régulière (**18**, *fig.* 2 à 5). Le troisième plan équatorial et perpendiculaire aux deux autres est un peu plus près du pôle animal (**18**, *fig.* 6). Deux autres plans méridiens donnent naissance au stade 16 (*fig.* 7), et le stade 32 (*fig.* 8) est produit par deux plans parallèles à l'équateur, coupant chacun son hémisphère en deux moitiés un peu inégales, celle tournée vers le pôle animal étant la plus petite. De là résulte un stade morulaire formé de quatre rangées de quatre cellules, dans lequel les cellules sont égales entre elles dans une même rangée, mais vont en diminuant d'une rangée à l'autre, du pôle végétatif vers le pôle animal (**18**, *fig.* 8). La division continue (**18**, *fig.* 9) plus ou moins régulièrement suivant le même principe et aboutit finalement à une blastula à large cavité centrale, dont les deux hémisphères diffèrent par la taille de leurs éléments (**18**, *fig.* 10). C'est la condition typique d'une gastrulation embolique; celle-ci a lieu, en effet, par invagination de l'hémisphère à grandes cellules dans l'autre.

L'orientation de l'embryon est reconnaissable dès le début de la segmentation, le pôle animal correspondant à la face ventrale du futur Amphioxus. La gastrula (**18**, *fig.* 11 et 12) doit donc être orientée le blastopore en arrière. L'orientation dans le sens vertical se dessine aussi bientôt par le fait que le blastopore se rétrécit d'une manière excentrique (**18**, *fig.* 13) et en se rapprochant toujours d'un bord qui correspond à la partie inférieure du corps. En même temps, l'embryon s'aplatit un peu latéralement de manière à dessiner un ovoïde creux à deux feuillets accolés et contenant une cavité centrale, archentérique, qui s'ouvre au dehors par un étroit blastopore inféro-dorsal. A ce moment, les cellules endodermiques se munissent de cils (un flagellum pour chaque cellule) et l'embryon commence à tourner dans son enveloppe, toujours de droite à gauche (¹).

De la segmentation à l'éclosion. — Comme chez les Ascidies, avec lesquelles ce développement présente tant de ressemblances, le premier phénomène marquant le début de la formation de la larve est l'apparition du système nerveux. Celui-ci prend naissance par un processus qui, au fond, est le même que chez les Tuniciers et les Vertébrés, c'est-à-dire par invagination de la bande ectodermique (**18**, *fig.* 14, *n.*) qui occupe le milieu de la ligne dorsale. Mais ici le processus présente une particularité remarquable. Cette bande reste d'abord plane (**18**,

(¹) HATSCHEK constate à ce stade la présence, au bord ventral du blastopore, d'une paire de cellules endodermiques plus grosses qui ont les positions et l'aspect des *initiales du mésoderme* de beaucoup d'Invertébrés; ces cellules seraient bien placées pour fournir le matériel mésodermique d'où dérivent les somites qui se forment indépendamment de la vésicule archentérique (tous les inférieurs à partir du 15ᵉ inclus); mais, d'après HATSCHEK, elles ne subissent aucune évolution spéciale et finissent par disparaître. D'après WILSON et LWOFF, elles n'ont même pas d'existence réelle. GARBOVSKY [98] a aussi nié récemment leur existence.

Pl. 18.

CEPHALOCHORDIA

(*Amphioxus*)

(TYPE MORPHOLOGIQUE)

(*Suite.*)

Développement.

blstp., blastopore;
ect., ectoderme;
end., endoderme;
g. p., globule polaire;
ms., somites mésoblastiques;
n., cordon nerveux;
ntc., notocorde;
r., repli de l'ectoderme recouvrant le cordon nerveux.

Fig. 1 à *9.* Stades successifs de la segmentation (d'ap. Hatschek).
Fig. 10 à *13.* Formation de la gastrula (im. Hatschek).
Fig. 14 à *16.* Formation du cordon nerveux et des premiers somites mésoblastiques (im. Hatschek).
Fig. 17 à *20.* Coupes transversales montrant la formation du cordon nerveux, des somites mésoblastiques et de la notocorde (Sch.).

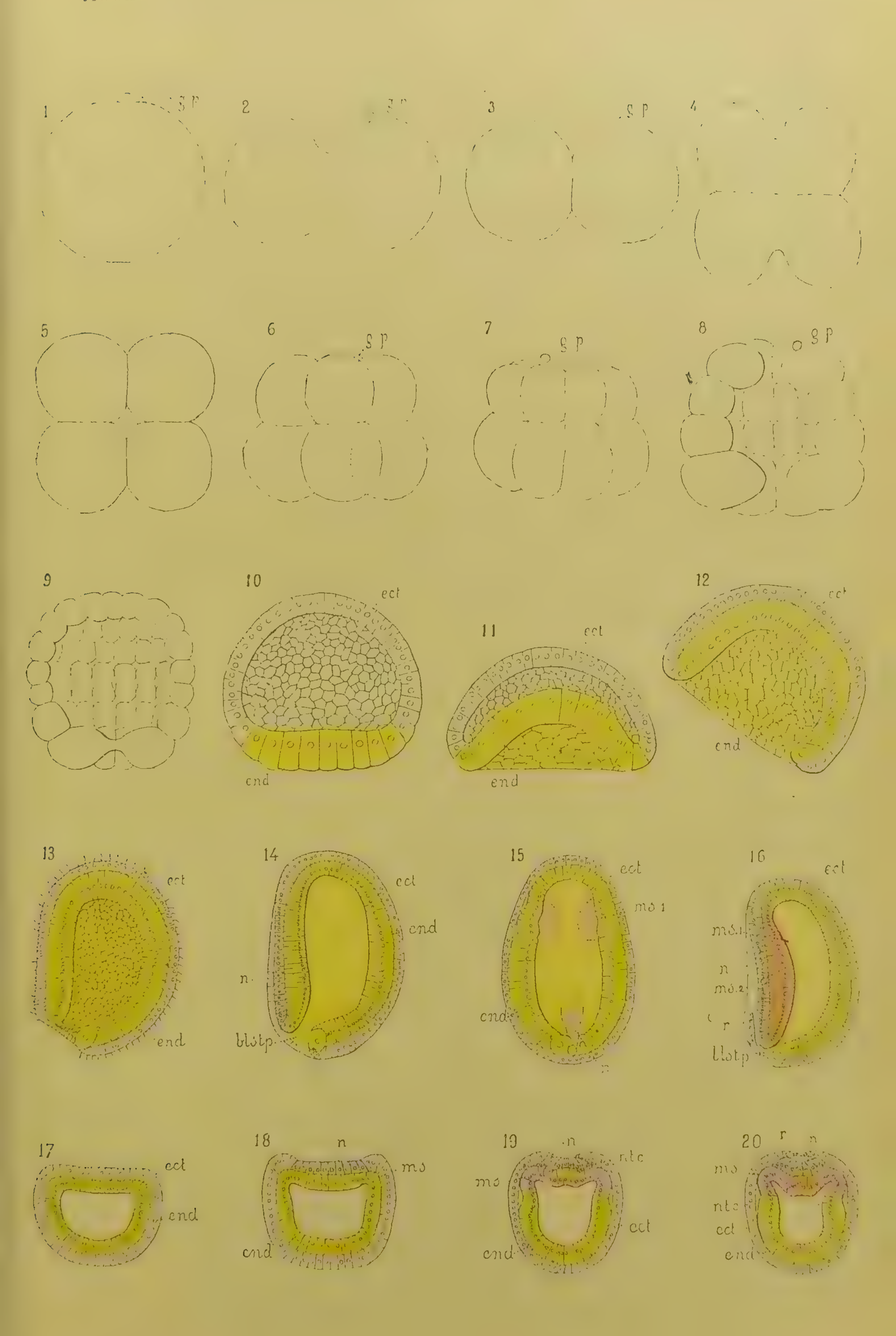

1
sp
2
3
4
5
6
7
8
9
10
ect
end
11
12
13
14
15
mo 1
16
ms.1
n
ms.2
r
blstp
17
18
ms
19
ntc
20

fig. 18, *n.*), se sépare sur ses bords de l'ectoderme environnant (**18**, *fig.* 19, *n.*) et s'enfonce *à plat* sous l'ectoderme qui se referme au-dessus d'elle (**18**, *fig.* 20, *r.*), et la tranformation en *tube* nerveux a lieu secondairement par une incurvation de cette lame sur sa face dorsale (**19**, *fig.* 5 à 8). Pendant quelque temps on voit encore sous l'épiderme, dans le léger espace déterminé par son incurvation commençante, les flagellums de ses cellules battre faiblement.

Ce processus de pseudo-invagination marche de bas en haut (**18**, *fig.* 16, *r.*), tandis que tous les autres, sauf un ou deux que nous signalerons, suivent une direction inverse. Le canal neural commence donc à se fermer au blastopore et son ouverture (**19**, *fig.* 1, *p.*) remonte progressivement vers la tête où elle persiste en dernier lieu pendant longtemps avant de se fermer tout à fait. Ce *neuropore* supérieur correspond [1] à la *fossette olfactive* ou *fossette de Kölliker* qui résultera de sa fermeture finale à une certaine profondeur au-dessous du niveau de la peau. On voit aussi que le tube neural communique en bas avec la cavité archentérique par un *canal neurentérique* (**19**, *fig.* 2 et 3, *c.*), reste du blastopore recouvert, comme chez les Tuniciers et les Vertébrés. C'est à ce moment, lorsque le neuropore est encore très large, mais lorsque ont déjà apparu deux ou trois des somites mésoblastiques, dont nous allons expliquer la formation, que l'embryon rompt sa membrane et se lance à la nage au moyen de ses cils ectodermiques. Son évolution jusqu'à ce moment a duré huit ou neuf heures et, la fécondation ayant lieu à sept ou huit heures du soir, le stade actuel est atteint vers quatre ou cinq heures du matin.

La jeune larve se tient exclusivement à la surface de l'eau.

De l'éclosion à l'achèvement de la larve. — Les phénomènes qui vont maintenant se produire débutent presque tous vers la région moyenne du corps et s'étendent progressivement vers les extrémités. Pour rendre leur exposition plus claire, nous allons décrire leur succession en un point de la région moyenne, c'est-à-dire tels qu'ils se présentent sur les coupes transversales, pour suivre ensuite leur propagation de longueur. Quelques indications et l'inspection des figures suffiront à donner les relations chronologiques des deux séries de processus. Nous comptons comme marquant l'achèvement de la larve l'ouverture de la bouche et de l'anus qui lui permettent de se nourrir par elle-même, ses réserves nutritives étant à ce moment épuisées. Ces réserves sont dès maintenant devenues assez rares pour que l'animal, jusqu'ici opaque, devienne transparent, ce qui permet de suivre aisément le développement des organes internes.

Évolution transversale. — En s'enfonçant sous la peau, la plaque

---

(1) Anatomiquement et physiologiquement, mais non morphologiquement, Legros [98] ayant démontré que le véritable représentant de la fosse olfactive des Vertébrés est la fossette de Hatschek, en raison de ses relations avec l'hypophyse.

nerveuse (**18**, *fig. 19*, *n.*) refoule la paroi dorsale (*ntc.*) de la vésicule archentérique; puis, en se relevant sur les bords, elle laisse libre une place de chaque côté. D'autre part, la vésicule archentérique s'allonge beaucoup plus vite que l'ectoderme, du moins sur ses parties latérales, et il est probable que les actions mécaniques résultant de ces phénomènes constituent au moins un facteur de l'évolution de deux importants systèmes de la larve, la corde dorsale et les somites mésoblastiques.

Corde dorsale. — Une bande cellulaire médiane et dorsale (**19**, *fig. 5* à *8*, *ntc.*) s'isole de la vésicule archentérique par deux sillons longitudinaux et se sépare de la vésicule. Cette bande s'incurve en avant et se transforme en une gouttière, puis en un tube, l'un et l'autre à cavité virtuelle. Ce tube est la corde dorsale.

Nous avons expliqué déjà (V. p. 77) comment ses cellules se disposaient les unes derrière les autres, puis subissaient une dégénérescence vacuolaire pour donner à la corde la structure spéciale qu'on lui trouve chez l'animal achevé.

Formation des somites mésoblastiques. — De part et d'autre de la corde, non seulement avant qu'elle se détache de la vésicule digestive, mais dès le moment où elle commence à se montrer, se forment deux refoulements longitudinaux (**19**, *fig. 5* à *8*, *ms.*) qui viennent occuper l'espace que laisse la plaque nerveuse en se ployant en gouttière. Ces deux refoulements, d'abord continus, ne tardent pas à se segmenter longitudinalement (**19**, *fig. 1* à *4*, *ms.*), à mesure qu'ils s'étranglent pour se séparer de la vésicule endodermique. Leur segmentation marche plus vite que leur isolement de l'endoderme, en sorte qu'ils forment à un moment une double série de poches indépendantes s'ouvrant dans l'archentéron. Mais bientôt leur isolement s'achève, et ils forment alors deux séries parallèles et symétriques de vésicules entièrement closes libres dans le blastocœle (**19**, *fig. 8*, *ms.*), dans un espace limité par la corde, la vésicule digestive, le système nerveux et l'épiderme. Ce sont les somites mésoblastiques.

Vésicule digestive. — Au fur et à mesure que la corde et les somites mésoblastiques se séparent d'elle, la vésicule archentérique formée par l'*endoderme primitif* se reconstitue plus petite, en soudant les bords des trois solutions de continuité, et finit par former une nouvelle vésicule, formée d'*endoderme définitif*. Cette nouvelle vésicule est constituée essentiellement par la partie ventrale de l'ancienne, mais pas exclusivement comme chez les Ascidies, car une étroite bande comprise de chaque côté entre la corde et les somites mésoblastiques lui reste attribuée et finalement forme sa partie dorsale.

Formation des somites musculaires. — Les vésicules mésoblastiques, d'abord petites et formées d'un épithélium élevé comme la vésicule archentérique dont elles procèdent, ne tardent pas à s'accroître beaucoup et, envahissant peu à peu presque tout l'espace compris entre l'épiderme et les organes intérieurs, remplissent le blastocœle (**19**, *fig. 8*, *ms.*) pour



Pl. 19.

CEPHALOCHORDIA

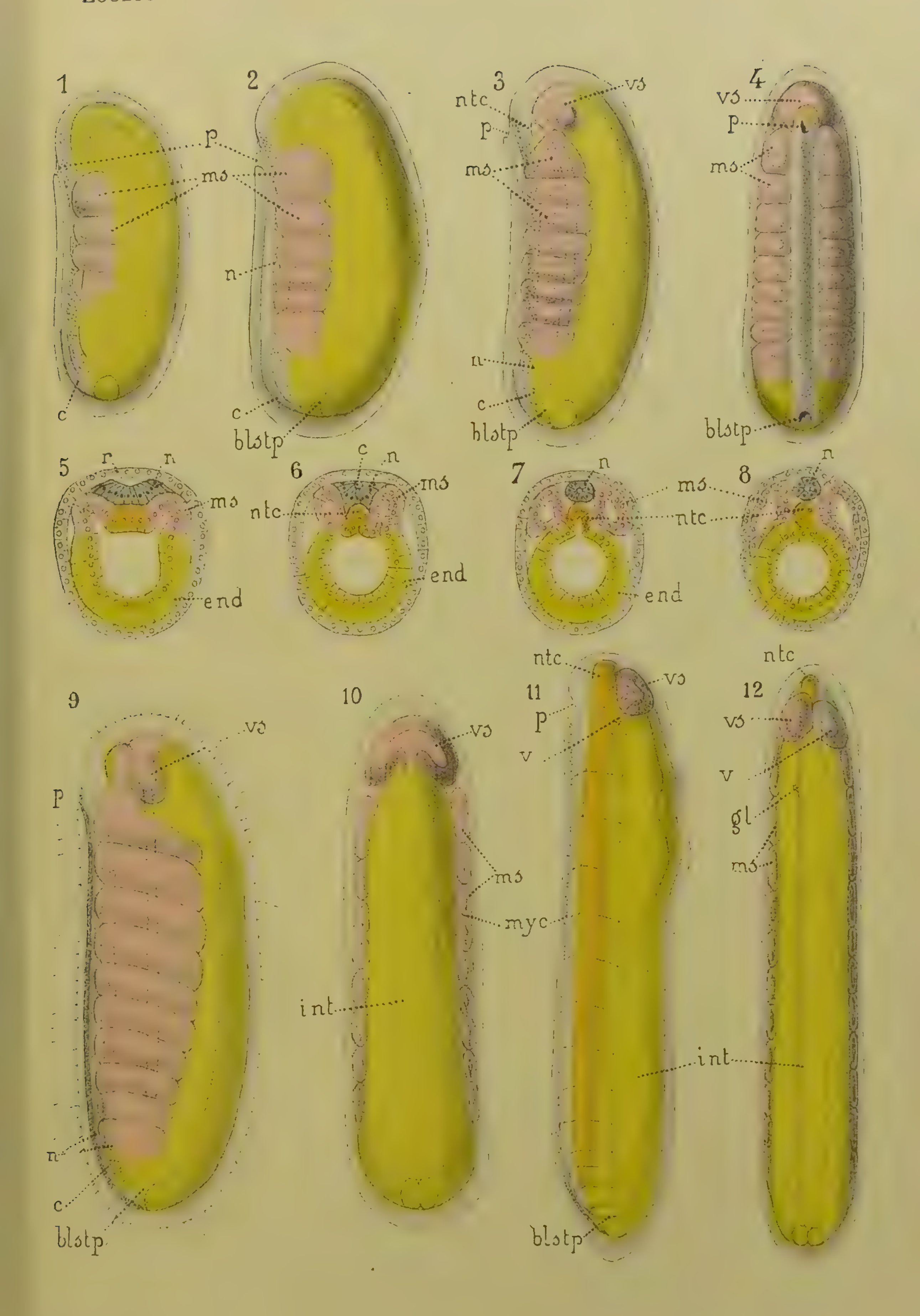
(*Amphioxus*)

(TYPE MORPHOLOGIQUE)

Développement (*Suite*).

blstp., blastopore;
c., canal nervien;
end., endoderme;
gl., sillon endodermique devant former la la glande en massue;
int., intestin;
ms., somites mésoblastiques;
myc., myocomme;
n., système nerveux;
ntc., notocorde;
p., neuropore;
v., cavité de la fossette préorale;
vs., vésicule cœlomique du rostre.

Fig. 1 et *2*. Embryon après la formation du neuropore. La série des vésicules mésoblastiques continue à se former (im. Hatschek).
Fig. 3 et *4*. Formation des vésicules céphaliques et isolement de la notocorde (im. Hatschek).
Fig. 5 à *8*. Coupes transversales montrant les stades successifs de la formation du tube nerveux et l'isolement des somites mésoblastiques et de la notocorde (Sch.).
Fig. 9 et *10*. Embryon ayant achevé de former son tube nerveux (im. Hatschek).
Fig. 11 et *12*. Isolement de la vésicule cœlomique du rostre et formation de la fossette préorale (im. Hatschek et Legros).


1
2
3
4
p
ms
n
c
blstp
ntc
vs
5
6
7
8
r
end
9
10
11
12
v
gl
myc
int

lui substituer une cavité nouvelle qui sera la cavité générale et ses dérivés. Par suite, ses cellules s'aplatissent, s'étendent en surface et prennent le caractère d'éléments péritonéaux. En un point cependant, il n'en est pas ainsi : en dedans, contre la corde dorsale, ses cellules deviennent au contraire très saillantes, très larges dans le sens vertical, mais très minces dans le sens dorso-ventral, et perdent peu à peu le caractère d'un épithélium pour prendre celui d'une pile de feuillets. Ces feuillets ne sont autre chose que les lamelles musculaires du myomère correspondant, qui n'ont pas encore à ce moment, mais prendront, au moment convenable, le caractère histologique voulu. En s'épaississant ainsi, cette saillie musculaire arrive à combler presque entièrement la cavité du somite dans sa partie dorsale, ne laissant libre que son prolongement du côté ventral. Cependant, disons par anticipation que les lamelles musculaires ne s'étendent jamais jusqu'à l'épiderme, vu qu'elles n'ont pas à s'insérer sur la paroi externe du corps, leur insertion se faisant, comme nous l'avons vu, sur les faces des cloisons verticales, myocommes, qui les séparent.

Avant que les cellules mères des myomères aient pris un si grand développement, la vésicule mésoblastique, en s'accroissant en avant, contourne le tube endodermique (**19**, *fig. 11*) de manière à passer en avant de lui en se fusionnant avec celle du côté opposé ; les cloisons horizontales de séparation des vésicules s'étendent d'abord en avant aussi loin que celles-ci, mais bientôt leur portion ventrale se détruit et l'on a de chaque côté une cavité mésoblastique ventrale continue, communiquant dorsalement avec toutes les vésicules qui s'ouvrent à son intérieur. Mais en même temps une constriction se forme entre la portion continue et la portion cloisonnée, et l'on a finalement un cœlome ventral continu et communiquant d'un côté à l'autre en avant du tube endodermique, et une double série de vésicules mésoblastiques entièrement closes.

Tube nerveux. — Pendant ce temps, la lame nerveuse a achevé de se constituer en tube, et l'on arrive à un état où il est bon de s'arrêter comme repère et qui est représenté sur la planche (**19**, *fig. 11* et *12*).

Évolution longitudinale. — Voyons maintenant comment cette évolution se propage dans le sens de la longueur.

Tube nerveux. — L'isolement de la plaque nerveuse et la reconstitution de l'épiderme au-dessus d'elle marchent de bas en haut, commençant au blastopore (**19**, *fig. 11*, ***blstp.***) pour s'arrêter au neuropore, qui reste ouvert pendant tout ce stade et assez longtemps encore après. Le ploiement en gouttière de la plaque nerveuse et sa fermeture en tube procèdent au contraire de haut en bas.

Corde dorsale. — C'est aussi de haut en bas que marche la formation de la corde, mais pas dans toute son étendue. Vers l'extrémité supérieure, elle est encore à l'état de gouttière endodermique lorsqu'elle est déjà complètement isolée au-dessous ; et son achèvement dans la région céphalique se fait plus tard et de bas en haut, comme s'il s'agissait là d'un

accroissement secondaire d'un organe primitivement plus court. Cependant, elle se forme jusqu'au bout aux dépens d'une gouttière archentérique et ne s'achève point par un accroissement terminal indépendant. Après son achèvement, elle s'accroît, bien entendu, par elle-même, mais par un processus intercalaire, comme tous les autres organes.

Somites mésoblastiques. — Le premier qui apparaît (**18**, *fig. 15* et *16*, *ms. 1*) se montre assez bas et l'on serait tenté de croire qu'il appartient à la partie moyenne du corps. Mais ce n'est qu'une apparence due au grand développement relatif de la région céphalique à ce moment. En réalité, le premier apparu est le plus voisin de la tête et tous les autres se forment successivement au-dessous de lui. Mais, à l'inverse de ce qui a lieu pour la corde, ils ne proviennent pas tous directement de la vésicule endodermique primitive. Les 14 premiers somites naissent seuls de la façon décrite; les suivants se forment aux dépens des cellules nées de l'endoderme primitif dans la région du blastopore (canal neurentérique) et qui se multiplient activement à l'état d'éléments indifférents (¹).

Vésicules céphaliques. — Cependant le premier somite mésoblastique se trouve à une bonne distance au-dessous de l'extrémité supérieure, et tout ce que l'on pourrait appeler la tête en est dépourvu. Mais les deux somites de la première paire s'accroissent vers la tête en un prolongement séparé de la vésicule mère par un léger étranglement (**19**, *fig. 9*), et formant de chaque côté une *vésicule céphalique*. Ces vésicules sont contenues dans le rostre et destinées à former dans cette partie du corps les tissus d'origine mésodermique, réduits ici à du tissu conjonctif chondroïde et au *muscle du velum*.

Diverticule endodermique rostral. — Dans cette même région, le tube endodermique, qui d'abord se terminait en haut en cœcum, au niveau où s'ouvrira la bouche et par conséquent au-dessous du rostre, envoie dans la portion rostrale de la tête un diverticule impair médian (**19**, *fig. 10*, *vs.*, et fig. 114 et 115) qui se place à la face ventrale, en avant de la corde, en avant aussi des deux vésicules céphaliques mésodermiques ci-dessus décrites. Ce diverticule endodermique constitue une

---

(¹) C'est ainsi que l'on décrit les choses d'ordinaire. Mais Lwoff [92, 94] a conclu d'un travail très approfondi sur ces questions que la corde et, partiellement au moins les somites mésoblastiques, seraient d'origine ectodermique. Au stade gastrula, les macromères s'invaginent normalement pour former l'archenteron qui fournira exclusivement le tube digestif. Puis, une invagination de micromères a lieu secondairement au bord dorsal du blastopore, et ces micromères, refoulant les macromères, viennent former la partie dorsale de l'archenteron, et c'est cette partie dorsale ectodermique qui formera, au milieu, la corde, et sur les côtés, les somites. Ceux-ci après avoir été creux au début deviendraient massifs, et le cœlome se formerait secondairement par dissociation de leurs cellules, sans relation directe avec la cavité archentérique. Récemment, Garbovski [98] a contesté ces résultats et remis les choses à peu près sur l'ancien pied, ou du moins il considère les blastomères du voisinage du blastopore, vers la fin de l'invagination, comme n'ayant pas un caractère défini et n'étant ni endodermiques ni ectodermiques.

cavité céphalique close. Cette cavité, après avoir grandi pendant quelque temps, entre en régression (**19**, *fig. 11* et *12*, *vs.*) et chez l'adulte il n'en reste plus trace : elle a disparu, comprimée, refoulée, détruite par l'envahissement des formations mésodermiques voisines ([1]).

Tube digestif. — Le tube endodermique, après avoir donné la corde, les somites mésoblastiques et les vésicules céphaliques, est maintenant devenu le tube digestif, encore fermé en haut, encore communiquant en bas par le pore mésentérique avec le tube nerveux. Il a cependant un dernier organe à détacher de sa substance avant de constituer vraiment le tube digestif, c'est la glande en massue.

Fig. 114. Fig. 115.

Amphioxus.
Coupes transversales de la partie supérieure du corps d'une larve longue de 0mm55 (d'ap. Legros).
Fig. 114, au niveau de la partie supérieure de la fossette préorale.
Fig. 115, au niveau de l'orifice de la fossette préorale.
n., système nerveux ; **ntc.**, notocorde ; **p. p.**, prolongements céphaliques de la première paire de vésicules entérocœliennes ; **pl.**, plaque primitive ectodermique ; **v.**, fossette préorale ; **vs.**, cavité cœlomique du rostre.

Glande en massue. — Cet organe se forme au moyen d'une gouttière transversale, qui se creuse dans la paroi ventrale du pharynx (**19**, *fig. 12*, *gl.*) au niveau du point où va s'ouvrir la bouche et s'isole de lui en un tube indépendant, clos aux deux bouts ([2]).

(1) Hatschek décrivait non pas un diverticule endodermique, mais deux, formant la paire et d'abord symétriques. Mais cette symétrie ne tardait pas à disparaître, le divercule droit subissant l'évolution indiquée ici pour le diverticule unique, et le gauche se transformant peu à peu en ce que cet observateur avait appelé le *nephridium céphalique*. Legros [98] a récemment démontré que les choses se passent conformément à ce qui est décrit ici.

Au moment où nous mettons sous presse paraît un important travail de Mac Bride [98] qui semble mériter toute confiance et arrive aux conclusions suivantes : Il ne se forme que 5 diverticules mésodermiques de la vésicule archentérique. L'un est impair médian, contenu dans la tête ; il se divise en deux sacs qui sont les vésicules céphaliques de la larve. Les quatre autres forment deux paires latérales symétriques. La paire inférieure se segmente progressivement et donne naissance à la série des myotomes. La paire supérieure donne naissance à la première paire de myotomes et à deux longs prolongements canaliformes cœcaux qui s'étendent dans les métapleures et constituent les canaux lymphatiques de ces deux replis. Il y a dans ces dispositions et cette évolution une remarquable conformité avec ce qui se passe dans la larve du Balanoglosse. Nous aurons à revenir sur ce point au chapitre de la comparaison du Balanoglossus et de l'Amphioxus. (Voir aussi dans cette partie de l'ouvrage les figures schématiques illustrant ces descriptions.)

(2) D'après Hatschek, la glande en massue viendrait s'ouvrir par son extrémité gauche sur le bord ventral de l'orifice buccal (**20**, *fig. 6*, *gl.*). Mais Legros assure qu'elle se termine en cæcum aux deux bouts. L'extrémité droite de la glande est renflée (**20**, *fig. 7*, *gl.*), dirigée en bas et en arrière et forme le gros bout de la massue. En ce qui concerne les homologies de la glande en massue, on s'accorde généralement à la considérer comme une fente branchiale droite. Pour Van Wijhe, cette fente représenterait l'évent gauche des Sélaciens ; pour Willey, elle serait le pendant de la première fente branchiale gauche qui s'atrophie comme elle ultérieurement. Van Beneden et Julin l'assimilent à l'intestin des Ascidies qui, en effet, se forme d'une manière à peu près semblable.

Endostyle. — Immédiatement au-dessus de la glande en massue se remarque, dans l'épithélium pharyngien, une bande différenciée dont les cellules sont cylindriques et très hautes. Cette bande, qui ne se séparera pas du pharynx mais s'étendra sur lui dans une situation tout autre, représente le premier rudiment de l'endostyle. Il forme en ce moment un arc de cercle horizontal situé à droite (**21**, *fig. 2*, **esty.**).

Ouverture des orifices. — L'achèvement de la larve est caractérisé par l'allongement considérable du corps qui prend la forme qu'indiquent les figures (**20**, *fig. 1* à *5*), forme remarquable par le renflement céphalique qui manque chez l'adulte, et par l'ouverture des orifices qui se fait pour tous à peu près simultanément.

La *bouche* s'ouvre, non sur la ligne médiane, mais au milieu de ce que l'on pourrait appeler la joue gauche. Là, se forme une *plaque buccale* où l'ectoderme s'épaissit, devient formé de cellules cylindriques et non aplaties comme dans le reste du corps, et se soude à l'endoderme ; et, au centre de la soudure, se forme, par écartement des cellules, un orifice (**20**, *fig. 3*, **b.**) qui s'agrandit rapidement.

L'*anus* s'ouvre d'une manière analogue, un peu en deçà de l'extrémité de la face ventrale, et bien sur la ligne médiane. Il n'y a au delà de lui qu'un court prolongement qui déjà prend la forme de la future nageoire caudale.

Fossette préorale. — Sur la plaque buccale, au-dessus de l'orifice buccal, se forme un épaississement ectodermique saillant en dedans (**20**, *fig. 1* et 2, **v.**) qui bientôt se creuse et se transforme en une fossette ouverte au dehors au-dessus de la bouche et terminée en dedans en cul-de-sac (**20**, *fig. 3*, **o. v.**). Cette fossette est le premier rudiment de trois organes qui évolueront à ses dépens : la *fossette de Hatschek*, le *tube hypophysaire* (prétendu *nephridium* de Hatschek) et l'*organe rotateur*. Au-dessous de la bouche, mais sur la ligne médiane ventrale, s'ouvre, toujours par un processus semblable, sur la ligne médiane ventrale, un orifice qui est celui de la *première fente branchiale gauche* (**20**, *fig. 4*, **br. 1**) qui bientôt se déplace, non pour se rapprocher de sa position normale, mais pour s'en écarter davantage encore en passant à droite. Le neuropore (**p.**) est encore ouvert et toujours médian, la tache oculiforme se montre, et l'on observe en outre dans la paroi ventrale du tube nerveux, au niveau du 5e somite, une tache pigmentaire (**pg.**), d'abord simple puis double, dont la signification n'est pas connue.

La larve, entièrement achevée et capable de se nourrir, nage non plus au moyen de ses cils vibratiles, encore présents cependant, mais par des mouvements de son corps. Ces mouvements ont débuté même bien antérieurement, à un moment où la différenciation des lamelles musculaires était si peu avancée qu'on serait tenté de croire la chose impossible. Au stade où elle est maintenant parvenue, elle abandonne la surface mais sans tomber encore au fond, et se soutient souvent immobile entre deux eaux sans doute au moyen de ses cils.

CEPHALOCHORDIA

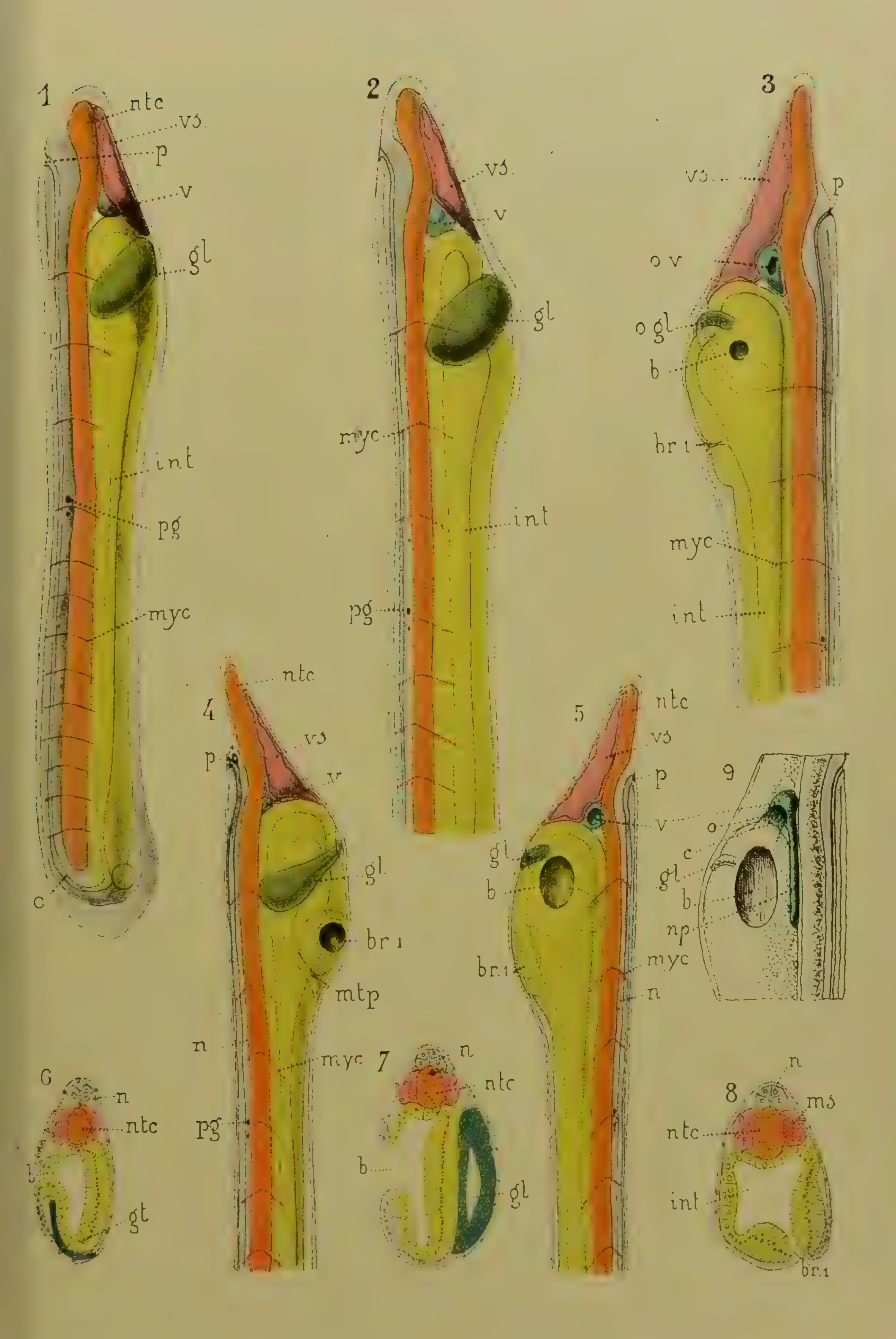
(*Amphioxus*)

(TYPE MORPHOLOGIQUE)

Développement (*Suite*).

b., bouche;
br. 1., première fente branchiale gauche;
c., (fig. 1) canal nervien, (fig. 9) aire ciliée;
gl., glande en massue;
int., intestin;
ms., somites mésoblastiques;
myc., myocomes;
n., système nerveux;
np., hypophyse-nephridie de Hatschek.
ntc., notocorde;
o., orifice de la fossette préorale.
o. gl., orifice de la glande en massue situé dans la cavité intestinale;
o. v., fossette préorale;
p., neuropore;
pg., taches pigmentaires;
vs., vésicule cœlomique du rostre.

Fig. 1. Embryon après la formation de la glande en massue, vu du côté droit (im. Hatschek).
Fig. 2. Embryon au moment de la formation de la bouche et de la première fente branchiale, vu du côté droit (im. Hatschek).
Fig. 3. Même stade que la figure 2, vu du côté gauche (im. Hatschek).
Fig. 4. Embryon montrant la première fente branchiale et le repli métapleural droit (im. Hatschek).
Fig. 5. Même stade que dans la figure 4, vu du côté gauche (im. Hatschek).
Fig. 6. Coupe transversale au niveau du canal excréteur de la glande en massue (d'ap. Hatschek).
Fig. 7. Coupe transversale au niveau du cul-de-sac de la glande en massue (d'ap. Hatschek).
Fig. 8. Coupe transversale au niveau de la première fente branchiale (d'ap. Hatschek).
Fig. 9. Détail de la région buccale montrant par transparence la position de l'hyhophyse (Sch.).


1
ntc
vs
p
v
gl
int
pg
myc
c
2
vs
v
gl
myc
int
pg
3
vs
p
o v
o gl
b
br 1
myc
int
4
ntc
p
vs
v
gl
br 1
mtp
n
myc
pg
5
ntc
vs
p
v
gl
b
br.1
myc
n
9
o
c
gl
b
np
6
n
ntc
b
gt
7
n
ntc
b
gl
8
n
ms
ntc
int
br.1

Asymétrie de la larve. — Nous avons constaté une certaine asymétrie chez l'adulte. Cette asymétrie est bien plus considérable chez la larve. Il est vrai que le neuropore (future fossette olfactive) et l'anus sont encore médians, n'ayant qu'un peu plus tard à se dévier légèrement pour faire place aux nageoires dorsale et ventrale. Mais les somites mésoblastiques, d'abord régulièrement symétriques, commencent à subir dès qu'ils sont au nombre de 9 paires un chevauchement vertical qui les amène à alterner; et ce qui est surtout frappant, c'est de voir la bouche entièrement reléguée du côté gauche, l'endostyle est à droite et la première branchie gauche située du côté droit; et nous allons voir cette asymétrie s'accentuer encore pendant quelque temps, avant de se réparer à peu près dans un stade final de régularisation.

Évolution larvaire jusqu'à la formation de l'Amphioxus. — La larve, toujours parfaitement transparente, diffère en ce moment de l'adulte principalement par l'absence des fentes branchiales et de la cavité péribranchiale. C'est à la formation de ces deux organes que nous allons assister, en même temps qu'à des modifications secondaires dans divers autres organes larvaires. Mais les branchies, au lieu de se percer à leur place définitive, vont se montrer tout d'abord dans une situation anormale et extrêmement asymétrique qui, jointe à celle de la bouche, va donner à la larve un facies tout à fait spécial et aberrant, et c'est seulement vers la fin de cette période qu'un phénomène de régularisation remettra les organes dans leur situation naturelle. Comme précédemment, nous allons, pour plus de clarté, considérer l'évolution sur une tranche transversale et voir ensuite comment elle marche dans le sens de la longueur.

Évolution transversale. — C'est vers la partie supérieure de la future région branchiale que se passent les curieux phénomènes que nous allons expliquer.

Évolution des branchies. — Une coupe transversale de la partie supérieure du pharynx ne nous montre au début de ce stade rien de particulier. Mais bientôt se montrent, en face l'un de l'autre, sur la ligne médiane ventrale ou un peu à sa droite, à la fois sur la paroi du pharynx et sur celle du pharynx, deux épaississements; ces deux épaississements se soudent, un orifice arrondi se perce par déhiscence des cellules en son centre : c'est le premier rudiment d'une fente branchiale (**20**, *fig. 3, br. 1*). D'une fente droite sans doute, puisque l'orifice est un peu à droite? Non, d'une fente branchiale gauche! Bien plus, cet orifice, à mesure qu'il va s'agrandir et devenir ovalaire, va se porter de plus en plus en arrière sur le flanc droit presque jusqu'au milieu de cette face du corps.

Quelque temps après, un nouvel orifice se forme d'une manière semblable, dans le même plan transversal que le premier et tout près de lui, mais encore plus à droite, sous le bord antérieur droit des muscles pariétaux : c'est le rudiment de la fente branchiale gauche formant la paire avec la précédente.

En réalité, c'est seulement au sens géométrique que ces deux orifices sont à droite. Au point de vue morphologique, ils sont à leurs places normales et leur situation en apparence aberrante tient à ce que le côté droit du corps est beaucoup plus petit que le gauche : la ligne médiane ventrale morphologique passe entre eux. La preuve en est que plus haut l'endostyle, formation essentiellement médiane, est aussi tout à fait à droite.

Mais cette atrophie relative de la moitié droite du corps n'est que temporaire, ou plutôt elle se réduit à un retard dans le développement. A un moment donné, la moitié droite se développe à son tour, beaucoup plus vite que la gauche, ramène peu à peu (**21**, *fig.* 3 à 9) la ligne ventrale morphologique en coïncidence avec la ligne ventrale géométrique, et la branchie gauche se trouve transportée à gauche tandis que la droite se porte seulement un peu plus en avant pour se placer en face de sa symétrique.

Pendant ce temps, les orifices branchiaux subissent des modifications de forme. Ces orifices correspondent à ce que nous avons appelé chez l'adulte, les *fentes branchiales primaires*, et les espaces qui les séparent de leurs voisines du même côté correspondent aux futurs *septa*. Apparus sous la forme d'un simple trou rond, ils deviennent d'abord ovales dans le sens longitudinal (**21**, *fig.* 5) ; puis, au milieu du point le plus dorsal de l'ovale (c'est-à-dire le plus éloigné de la ligne médiane ventrale morphologique, point qui, géométriquement, est ventral pour la branchie gauche tant qu'elle est sur la face droite), naît une protubérance qui est le rudiment d'une *languette*. Peu à peu l'orifice s'allonge dans le sens transversal ou, si l'on préfère, dorso-ventral, la languette s'accroît (**21**, *fig.* 7), atteint le bord opposé (**21**, *fig.* 9), et la fente branchiale primaire se trouve divisée en deux *fentes branchiales secondaires*.

Il est à remarquer que la languette se montre d'abord sur la branchie droite apparue la seconde, et arrive plus tôt que sa symétrique à diviser la fente primaire en deux fentes secondaires.

Cavité péribranchiale. — Si les choses restaient ainsi, les fentes branchiales s'ouvriraient au dehors. Mais, dès le moment où la branchie droite fait son apparition, on voit se former deux épaississements épidermiques disposés de manière à comprendre les orifices branchiaux entre eux (**21**, *fig.* 5, *mtp. d.* et *mtp. g.*). Au point de vue de leur situation relative, ces épaississements conservent les mêmes rapports avec les orifices branchiaux ; ils sont donc, comme ceux-ci, d'abord rejetés à droite, puis l'un à droite et l'autre à gauche. A mesure qu'ils se déplacent, ils grandissent et se développent chacun en un grand repli cutané qui n'est autre chose que le rudiment de ceux que nous avons appelés chez l'adulte les *métapleures*. On avait cru d'abord avec Kovalevsky que ces replis métapleuraux (fig. 116) se soudaient simplement l'un à l'autre pour enclore entre eux un espace qui était la cavité péribranchiale, dont le nom de *replis atriaux* qu'on leur donne quelquefois. Mais R. Lankester et Willey [90]

Pl. 21.

CEPHALOCHORDIA

(Amphioxus)

(TYPE MORPHOLOGIQUE)

Développement *(Suite)*.

an., anus;
b., bouche;
br. 1., *br. 2*, etc., fentes branchiales gauches;
br' 1, *br' 2.*, etc., fentes branchiales droites;
ci., cirres;
esty., endostyle;
gl., glande en massue;
mtp. d., métapleure droit;
mtp. g., métapleure gauche;
ntc., notocorde;
v., fossette préorale;
v'., bord supérieur de la cloison ventrale de la cavité péribranchiale.

Fig. 1. Larve présentant trois fentes branchiales, vue du côté gauche (d'ap. Ray Lankester et Willey).

Fig. 2 à *9.* Extrémité supérieure de la larve vue par la face ventrale montrant les stades successifs de la formation des fentes branchiales et de la cavité péribranchiale (Sch.)

Fig. 2. Larve présentant les trois premières fentes branchiales gauches (Sch.).

Fig. 3. Les quatorze fentes branchiales gauches se sont percées et la cloison ventrale de la cavité péribranchiale gagne la région supérieure du corps (Sch.).

Fig. 4. Les fentes branchiales droites commencent à apparaitre (Sch.).

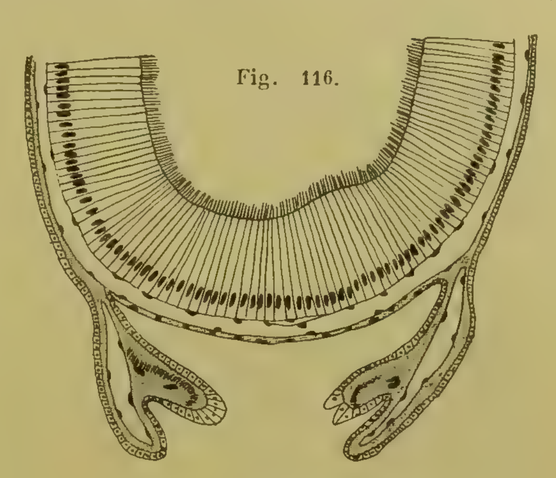
Fig. 5. La première et la huitième fente branchiale et les cirres se forment, et les fentes branchiales inférieures gauches disparaissent ainsi que la première (Sch.).

Fig. 6. Les mêmes phénomènes que ceux indiqués dans la figure 5 s'accentuent et la cloison ventrale de la cavité péribranchiale est complètement formée (Sch.).

Fig. 7 à *9.* L'ouverture buccale et l'endostyle gagnent la ligne médiane et la symétrie bilatérale de l'adulte s'établit (Sch.).


1
2
3
4
5
6
7
8
9
y
v
esty
gl
b
br.1
br.2
br.3
ntc
an
mtp.d
mtp.g
mtp.
ci

ont montré que les choses se passent autrement. Ces replis forment seulement les métapleures. Entre eux se creuse, sur la ligne médiane ventrale, une invagination linéaire, et de la base des métapleures part de chaque côté un petit prolongement horizontal, parallèle à la face ventrale du corps; ces deux prolongements s'avancent l'un vers l'autre, se rencontrent, se fusionnent, et enclosent ainsi entre eux et la paroi du corps un espace dont ils forment la paroi extérieure (**21**, *fig.* 3, *v.*) et où s'ouvrent les fentes branchiales : cet espace est la cavité péribranchiale, ou du moins la portion de cette cavité comprise dans le plan transversal considéré.



Amphioxus.
Coupe transversale de la larve montrant les replis métapleuraux (d'ap. Ray Lankester et Willey).

Cœlome et ses dérivés; système conjonctif. — Nous avons décrit, à propos de l'anatomie de l'adulte (Voir p. 80 et 109), comment se forment le *cœlome* et la *cavité péritonéale*, le *myotome* et le *myocœle*, le *sclérotome* et le *sclérocœle*, et même le *gonotome* et le *gonocœle*, dont le développement appartient à une phase ultérieure. Nous avons expliqué aussi comment ces feuillets donnent naissance au *système conjonctif* du corps. Nous n'avons qu'à renvoyer à ce que nous en avons dit.

Sur la coupe transversale, l'animal a donc acquis à peu près ses caractères définitifs, et nous pouvons passer à l'étude des modifications progressives dans le sens de la longueur.

Évolution longitudinale. — Ici encore, l'évolution des fentes branchiales doit nous occuper d'abord.

Fentes branchiales. — Les fentes branchiales se forment sans intercalation de haut en bas, à la seule exception de la première branchie droite (**21**, *fig.* 8, *br'. 1*) qui se forme au-dessus de la précédente lorsqu'il y en a déjà six de percées (**21**, *fig.* 4, *br'. 2* et *br'. 7*).

Elles sont d'abord symétriques les unes des autres et leur métamérie correspond à celle des myomères. C'est seulement à la suite de l'atrophie secondaire de certaines fentes que s'établira la disymétrie bilatérale et plus tard, à un stade ultérieur, que le nombre des fentes branchiales s'accroîtra indépendamment de celui des myomères. Enfin, ce sont seulement les fentes supérieures qui naissent en situation anormale du côté droit : au delà des quelques premières, on voit la série s'incurver peu à peu vers la gauche et gagner la ligne médiane ventrale pour ne plus l'abandonner, ce qui montre que le retard du développement de la moitié droite du corps est limité à la région supérieure.

Nous avons vu que les branchies gauches apparaissent avant celles

de droite, mais il faut maintenant préciser leur ordre d'apparition. Il s'en forme six à huit et parfois jusqu'à quatorze gauches avant que celles de droite aient commencé, non à se révéler par un épaississement épithélial, mais à s'ouvrir au dehors (**21**, *fig. 4*). De plus, les deux séries ne se correspondent pas : la première droite (**21**, *fig. 5*, *br'. 1*), formée comme nous l'avons vu après la sixième, correspond métamériquement à la seconde branchie gauche et géométriquement à l'intervalle entre la deuxième et la troisième, car le déplacement longitudinal qui fait alterner les myomères s'est déjà fait sentir; en outre, il ne se forme que huit branchies (d'abord six, presque simultanément, puis deux autres) larvaires à droite, en sorte que la série des branchies gauches dépasse aux deux bouts la série droite. Mais vers la fin de ce stade, la première (*br. 1*) et les cinq dernières branchies gauches s'atrophient, se ferment et disparaissent sans laisser de traces, en sorte que l'on a finalement huit paires de branchies larvaires (**21**, *fig. 6*) et ce nombre persiste assez longtemps, jusqu'au moment où la larve devient un petit Amphioxus et multiplie le nombre de ses branchies lentement, progressivement et symétriquement, au fur et à mesure de sa croissance, selon le procédé que nous avons décrit chez l'adulte.

Cavité péribranchiale. — Les deux replis métapleuraux commencent à se montrer de bonne heure bien au-dessous de la région où se trouvent les premières branchies, au point où se trouvera plus tard le spiraculum, et cet orifice résulte simplement de ce que, à leur extrémité inférieure, les deux prolongements internes de ces replis ne se fusionnent pas.

Les deux métapleures montent parallèlement et symétriquement de part et d'autre de la ligne médiane ventrale et tout près l'un de l'autre. Arrivés à la région branchiale, ils se détournent pour passer du côté droit où sont les fentes branchiales gauches; mais à ce moment ils sont à peine indiqués par un bourrelet épithélial et, au moment où ils se développent et forment la cavité péribranchiale, ils sont déjà en grande partie ramenés dans leur situation normale. Cependant, ils gardent jusqu'à la fin une certaine asymétrie, et celui de droite vient border en haut le cadre buccal pour se continuer au delà avec la portion de la nageoire dorsale qui contourne le rostre; celui de gauche s'arrête un peu au-dessous de la bouche et ne prend pas part à sa formation.

En raison de son mode d'évolution, la cavité péribranchiale a d'abord la forme d'un tube étroit ouvert aux deux bouts, mais l'orifice supérieur (**21**, *fig. 3* à *5*), d'abord très grand et en forme de V à sinus supérieur, se rétrécit peu à peu et finit par se fermer; le développement de cette cavité en largeur est relativement tardif. Son prolongement post-spiraculaire se forme secondairement.

Bouche et organes de la région buccale. — L'orifice situé à gauche (**21**, *fig. 1*, *b.*) que nous avons décrit sous le nom de bouche et qui est vraiment la bouche de la larve correspond non à la bouche de l'adulte, mais à son orifice bucco-pharyngien. C'est sur son pourtour que se for-

mera le velum, et diverses parties actuellement situées en dehors d'elles se trouveront plus tard contenues à son intérieur, en particulier l'orifice du cœcum préoral. Pour arriver à sa situation et à sa constitution définitives, il doit devenir médian et développer au-dessus de lui cette sorte de vestibule (*oral hood* de Ray Lankester) qui précède le velum et constitue la bouche proprement dite de l'adulte.

Le passage à la situation définitive se fait par un mouvement rotatoire qui le déplace peu à peu vers la face ventrale et finit par donner à l'orifice une situation médiane ventrale (¹). En même temps, cet orifice qui était devenu triangulaire et s'était énormément agrandi par sa partie inférieure, au point de laisser voir dans son cadre les premières fentes branchiales, s'arrondit et se rétrécit beaucoup aux dépens encore de son extrémité inférieure, en sorte que son extrémité supérieure reste permanente pendant cette évolution.

Fig. 117.

Amphioxus.
Coupe transversale au niveau de l'organe cilié d'une larve pourvue de 12 fentes branchiales (d'ap. R. Lankester et Willey).
c., organe cilié ; **ntc.**, notocorde ; **vs. d.**, vésicule céphalique droite ; **v.**, vésicule céphalique gauche.

Nous avons vu que le prolongement supérieur du repli métapleural droit passe tout près de lui, à sa droite, pour aller rejoindre la nageoire dorsale en contournant le rostre. C'est ce repli qui, en s'agrandissant, forme le côté droit de la bouche définitive, ce que l'on pourrait appeler la joue droite avec le rebord qui la soutient; quant à la joue gauche, elle ne provient pas du métapleure gauche qui n'est même pas sur son prolongement; elle se forme indépendamment par un repli spécial. Mais cette indépendance n'est sans doute que le résultat d'une modification secondaire. Le cadre buccal avec ses cirres se forme dans le bord libre de ces replis, tandis que le velum se développe au pourtour de l'orifice primitif relégué au fond de la nouvelle bouche.

Par suite de ce processus, le *cœcum préoral* (**21**, *fig. 1* à *9*, *v.*) devient intra-oral. Mais pendant cette évolution de la bouche, ce cœcum (**20**, *fig. 9*, *v.*) a évolué lui aussi et donné naissance à trois organes. Son fond, dirigé directement à droite tant que la bouche et son orifice regardent à gauche, se divise en deux diverticules, un ventral et un dorsal. Le ventral (**20**, *fig. 9*, *c.*, et fig. 117, *c.*), peu profond, donne

(¹) On décrit d'ordinaire un deuxième mouvement rotatoire qui transporterait à droite sa partie supérieure, mais Legros [98] nie sa réalité.

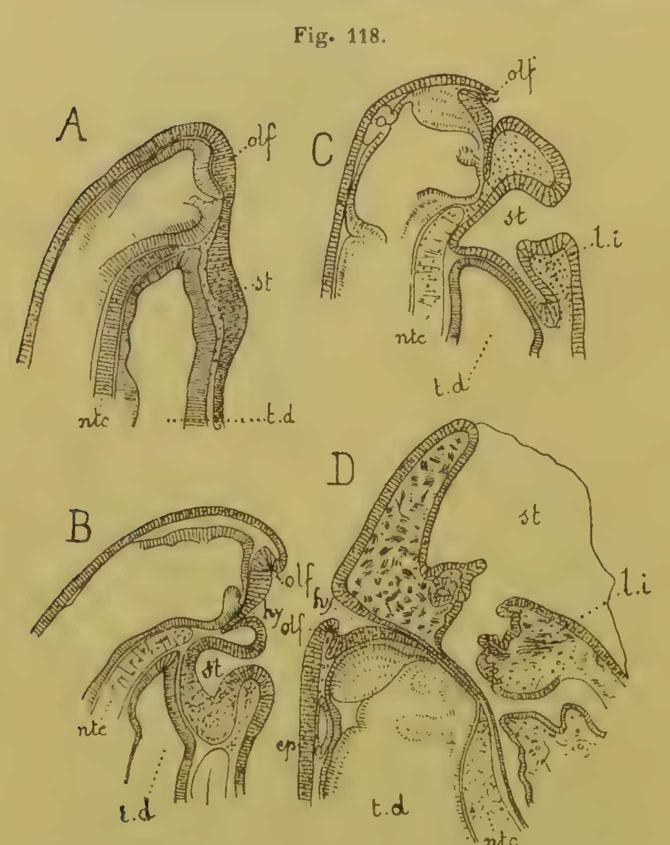
naissance, en s'étalant de manière à former une partie de la paroi buccale, à l'*organe rotateur* par simple modification des caractères de son épithélium. Le dorsal se subdivise en deux parties, une supérieure, courte (o.), qui passe à droite de la notocorde et persiste chez l'adulte sous la forme d'une fossette (sensitive?), *fossette de Hatschek*, et une inférieure (**20**, *fig. 9*, *np.*, et fig. 117, *v.*) qui descend sous la forme d'un tube parallèlement à la notocorde, au côté gauche de celle-ci, jusqu'un peu au-dessous du velum et forme l'*hypophyse* (nephridium de Hatschek). Cette hypophyse vient s'ouvrir dans le pharynx, au point où nous avons indiqué son orifice chez l'adulte (Voir p. 86) et communique en haut avec le dehors par l'intermédiaire de la fossette de Hatschek ([1]).

Glande en massue. — Nous avons laissé cette glande au stade précédent sous la forme d'un tube transversalement situé en avant de la bouche larvaire et se prolongeant jusqu'au bord antérieur de celle-ci (**20**, *fig. 1*

([1]) L'hypophyse et la fossette de Hatschek établissent à ce moment une communication directe du pharynx avec le dehors. Les auteurs voient dans cette relation l'indice d'une disposition primitive, mais l'interprètent diversement. Les uns, Van Wijhe, Kupffer, considèrent la fossette de Hatschek comme une bouche primitive, *autostome* ou *palæostome*, conduisant dans le pharynx par l'intermédiaire d'un canal pharyngien primitif, tandis que la vraie bouche serait le représentant d'une fente branchiale gauche, éventgauche des Sélaciens (Van Wijhe). Mais il n'est guère douteux que cette interprétation ne doive être abandonnée pour celle de Legros, qui voit dans la fossette de Hatschek une fossette nasale, et dans le prétendu nephridium de Hatschek une hypophyse qui, au lieu de partir du stomodæum comme chez la plupart des Vertébrés, part du fond de la fossette nasale (fig. 118 et 119, *olf.*) comme chez les Cyclostomes et en particulier chez la Myxine, où le tube nasal (hypophyse) (*hy.*) s'ouvre en bas dans le pharynx auquel il amène l'eau nécessaire à la respiration.

Quand la communication avec la fossette de Hatschek s'est détruite, l'hypophyse ne communique plus qu'avec le pharynx. L'Amphioxus présente alors une disposition inverse de celle de la Lamproie, chez laquelle l'hypophyse

Fig. 118.



Développement du stomodæum, de la fossette olfactive et de l'hypophyse chez l'*Ammocète* (d'ap. Dohrn).

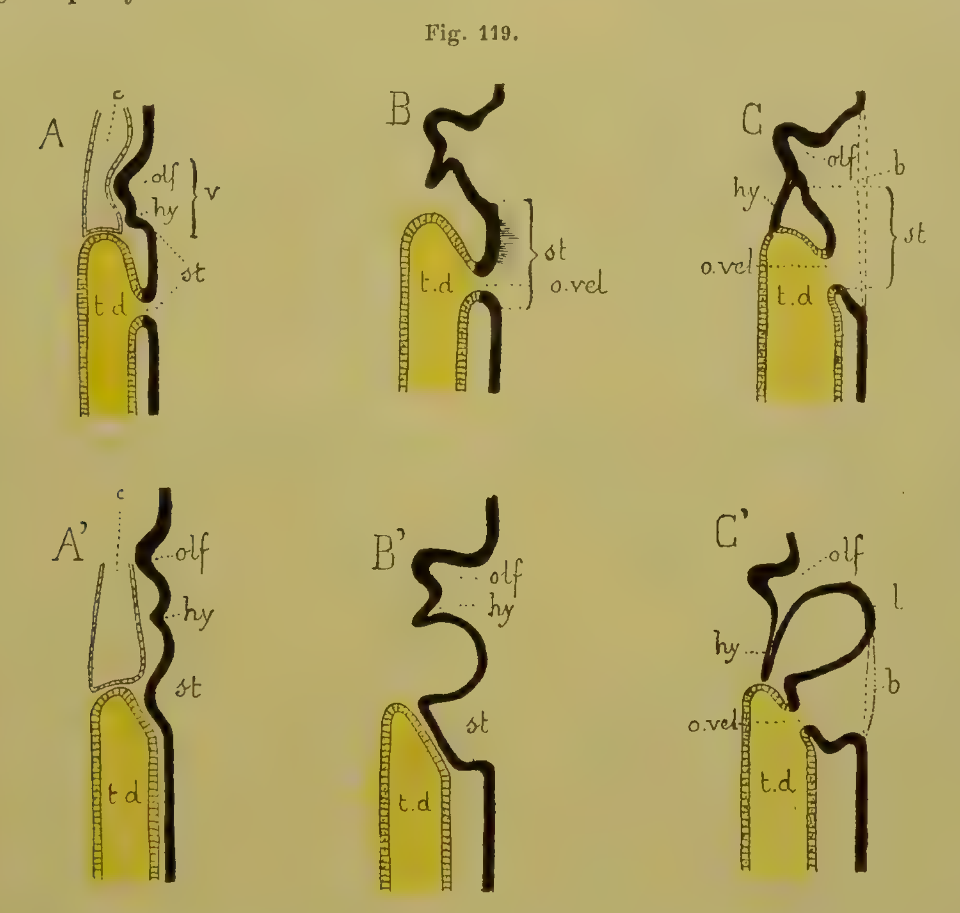
A, B, C, D, stades successifs du développement; **ep.**, épiphyse; **hy.**, hypophyse; **l. i.**, lèvre inférieure; **ntc.**, notocorde; **olf.**, fossette olfactive; **st.**, stomodæum; **t. d.**, tube digestif.

à 7, *gl.*, et fig. 120) ([1]), tandis que son fond dilaté en cul-de-sac est situé entre la paroi droite de la partie supérieure du pharynx et la face droite du corps. Bientôt, le fond du cul-de-sac s'ouvre dans le pharynx et la glande a alors tout à fait la situation morphologique d'une fente branchiale droite; et il est rationnel d'admettre avec Van Wijhe et Willey qu'elle représente la première fente branchiale droite, qui précisément manque dans la série, puisque la plus élevée des fentes droites correspond à la deuxième fente gauche. Cette suggestion est appuyée par l'atrophie précoce à la fois de la première branchie gauche et de la glande en massue. Celle-ci perd d'abord ses relations avec le bord de l'orifice

---

reste en communication avec le dehors par la fossette nasale et se termine en cul-de-sac au voisinage du pharynx.

Fig. 119.



Comparaison du développement des organes chez *Amphioxus* et chez l'*Ammocète* (d'ap. Legros).

A, B, C, figures se rapportant à l'*Amphioxus*; A', B', C', stades correspondants de l'*Ammocète*.
b., bouche; **hy.**, hypophyse; **l.**, lèvre supérieure de l'*Ammocète* **olf.**, fossette olfactive; **o. vel.**, orifice du velum; **st.**, stomodæum; **t. d.**, tube digestif.

Mac Bride [98] donne une tout autre interprétation du nephridium de Hatschek : il le considère comme résultant simplement de la persistance d'un canal de communication entre la poche mésoblastique supérieure gauche et le tube digestif.

([1]) Nous avons vu que, d'après Hatschek, Willey, etc., la glande s'ouvre en ce point au dehors, tandis que Legros nie cette ouverture.

buccal, puis sa portion profonde s'atrophie à son tour juste en même temps que la première branchie droite.

Plus tard, la communication de l'hypophyse avec la fossette de Hatschek se détruit et le tube hypophysaire se termine en cul-de-sac en haut, ainsi que nous l'avons indiqué chez l'adulte.

Fig. 120.

Amphioxus.
Coupe transversale de la larve au niveau de la 1re fente branchiale et de la glande en massue (d'après Willey).
b., bouche; **br. 1**, 1re fente branchiale; **gl.**, glande en massue; **ntc.**, notocorde.

Endostyle, arcs péripharyngiens et gouttières épipharyngiennes, système vasculaire. — L'endostyle (**21**, *fig. 2*, **esty.**), au moment de son apparition, ne formait qu'une partie de la paroi épithéliale du pharynx, en forme de bande située transversalement du côté droit, immédiatement au-dessus de la glande en massue. Cette bande s'accroît d'abord par sa partie moyenne, qui s'avance en V vers le bas entre les deux rangées de fentes branchiales tandis que ses extrémités restent à la partie supérieure du pharynx. Ce V, d'abord situé à droite, tourne peu à peu comme les branchies et finit par prendre une situation ventrale médiane. La pointe du V continuant à progresser vers le bas finit par envahir la ligne médiane du pharynx jusqu'à son extrémité (**21**, *fig. 8* et *9*, **esty.**), à mesure qu'elle prend les caractères histologiques de l'endostyle définitif. Cet accroissement ne se fait pas par transformation de proche en proche des cellules ventrales du pharynx en éléments de l'endostyle, mais par un envahissement progressif de l'endostyle devant lequel les cellules pharyngiennes se détruisent.

Les deux extrémités supérieures, après être restées quelque temps sans s'accroître, se développent à leur tour et forment les deux *arcs ciliés péripharyngiens* qui montent au-dessous du velum, viennent se rejoindre dorsalement et là, continuant à s'accroître, mais vers le bas, forment par leurs moitiés symétriques la *gouttière péripharyngienne*.

Les *vaisseaux* se forment dans le blastocœle, mais on ne connaît guère d'une manière précise le détail de leur développement.

Achèvement de la métamorphose. — La larve, redevenue à peu près

symétrique, ressemble maintenant à un jeune Amphioxus. La fossette olfactive, reste du neuropore fermé, et l'anus sont repoussés un peu vers la gauche par les nageoires qui se développent; les cirres poussent, la forme générale de l'adulte s'accentue, et l'animal, qui a maintenant environ 3mm,5, tombe au fond sur le sable où il passera le reste de son existence. Depuis l'achèvement de la forme larvaire, les myomères sont déjà au complet et ne font plus qu'accroître leurs dimensions. La durée totale de son développement jusqu'à ce stade est d'environ trois mois.

Les *organes génitaux*, dont nous avons fait connaître le développement en décrivant l'adulte (Voir p. 109 à 112), ne commencent à se montrer qu'un peu plus tard, lorsque l'animal a atteint 5mm; et c'est seulement quand le jeune Amphioxus mesure quelque 15 à 20mm que les différences sexuelles commencent à se montrer.

GENRES

Branchiostoma (Costa), plus connu sous la dénomination d'*Amphioxus* ou sous le nom vulgaire de *Lancelet*, est le type que nous venons de décrire et le seul vrai genre de la classe. Il y en a 10 espèces, savoir : *B. lanceolatum*, *caribæum*, *Belcheri*, *elongatum*, *californiense*, *bassanum*, *cultellus*, *lucayanum*, *cingalense*, *pelagicum* (5 à 8 centim. ; marin ; dans le sable; régions tropicales et tempérées de tous les pays; Europe, les deux Amériques, Bahama, Japon, Bornéo, Ceylan, Iles Fidji, Honolulu, Australie, détroit de Torrès; remonte jusqu'en Scandinavie).

Ce genre forme à lui seul la famille des Branchiostominæ [*Branchiostomidæ* (Bonaparte), *Amphioxidei* (Bleeker)]. On l'a subdivisé en plusieurs autres, qui peuvent être considérés soit comme des sous-genres, soit comme des genres vrais :

Branchiostoma s. str. (Costa) pour *B. lanceolatum*, *caribæum*, *Belcheri*, *elongatum*, *californiense* : des organes génitaux des deux côtés, nageoire ventrale à rayons distincts(*), nageoire dorsale basse, nageoire caudale sagittiforme (Europe, les deux Amériques, Bornéo, Australie, etc.).

Paramphioxus (Häckel) pour *B. bassanum* : des organes génitaux à droite seulement, ventrale à rayons distincts, dorsale basse, caudale étalée (détr. de Bass).

Epigonichthys (Peters) pour *B. cultellus* : des organes génitaux à droite seulement, ventrale à rayons distincts, peu développée, caudale étalée (détr. de Torrès, Australie).

Asymmetron (Andrews) pour *B. lucayanum* : des organes génitaux à droite seulement, ventrale nulle, dorsale basse, caudale longue atténuée dans laquelle la notocorde se prolonge; il est nageur et non sédentaire (îles Bahama, Nouvelle-Bretagne).

Heteropleuron (Kirkaldy) pour *B. cingalense* : des organes génitaux à droite seulement, ventrale avec ou sans rayons, métapleure gauche se terminant un peu au-dessous du pore atrial, métapleure droit se continuant avec la ventrale (Ceylan).

Kirkaldy [95] attribue en outre à ce genre *B. bassanum* et *B. cultellus* auxquels il assigne les mêmes caractères génériques, en sorte que ce genre absorberait les genres *Paramphioxus* et *Epigonichthys* ; mais Gill [95] conteste sa légitimité.

Amphioxides (Gill) pour *B. pelagicum* : il aurait des organes génitaux des deux côtés (?), pas de ventrale à rayons (?), la dorsale basse, la caudale étalée et (?) pas de cirres buccaux. Ce dernier caractère, s'il était confirmé, légitimerait pour ce genre la création au moins d'un ordre particulier (Pacifique près d'Honolulu).

(*) Certains auteurs appellent cette nageoire ventrale *sympodium* et donnent à ses prétendus *rayons* le nom d'*actinomimes* et à leur cavité intérieure celui d'*actinodome*.

3ᵉ Classe

UROCORDES. — *UROCHORDIA*

[Tuniciers; — *Tunicata* (Lamarck); — Salpyngobranches (de Blainville); *Ascidiacephala*, *Saccophora* (Bronn); — *Urochorda* (Ray Lankester)]

TYPE MORPHOLOGIQUE [1]

(Pl. 22 à 28 et Fig. 121 et 122)

Anatomie.

Extérieur. Topographie générale (Pl. 22). — L'animal est de taille assez grande, mesurant, si l'on veut, 5 à 6 centimètres de long. Sa forme générale est vaguement ovoïde. Une des extrémités, que nous placerons *en haut*, se prolonge en un court tube évasé au sommet, le *siphon buccal* ou *inspirateur*. Par l'extrémité opposée, il est fixé au sol par accolement direct de sa surface, un peu élargie en ce point et pourvue de courtes expansions quelque peu ramifiées, les *prolongements radicoïdes*. Au-dessus de la base de fixation, sur un des bords verticaux que cela détermine comme *dorsal*, se trouve un prolongement semblable au siphon buccal, c'est le *siphon cloacal* ou *expirateur*. La surface du corps est formée d'une substance à demi transparente, dont la consistance et l'aspect varient de ceux de la gélatine solidifiée à ceux du cartilage, appartenant à un revêtement extérieur, la *tunique*.

A l'intérieur, l'axe morphologique du corps, celui qui s'étend de l'un à l'autre siphon, est occupé par deux vastes cavités en cul-de-sac. Chacune s'ouvre au dehors par l'orifice du siphon correspondant, et s'adosse à l'autre par son fond en cul-de-sac: de ces deux cavités, celle où conduit le siphon buccal est le *pharynx*, celle qui débouche au dehors par le siphon cloacal est le *cloaque*. La première est toujours sensiblement plus grande que la seconde. La séparation entre elles est constituée par une mince membrane à deux feuillets, simple continuation de celles qui forment leurs parois. Cet immense pharynx et ce vaste cloaque constituent un des traits les plus caractéristiques de l'organi-

---

(1) La classe des Tuniciers comprend au moins deux types de structure fort différents l'un de l'autre, entre lesquels il est assez malaisé de concevoir une forme moyenne dont on puisse dériver les types réels d'une manière qui ne soit pas trop artificielle. Après quelques hésitations, nous avons cru ne pas devoir cependant renoncer à ce type morphologique, pensant que, plus encore chez les Tuniciers que chez d'autres êtres, il était nécessaire de le constituer, ne fût-ce que pour avoir l'occasion de définir, en le décrivant, les nombreux organes spéciaux à dénomination tout à fait particulière que l'on rencontre chez eux.

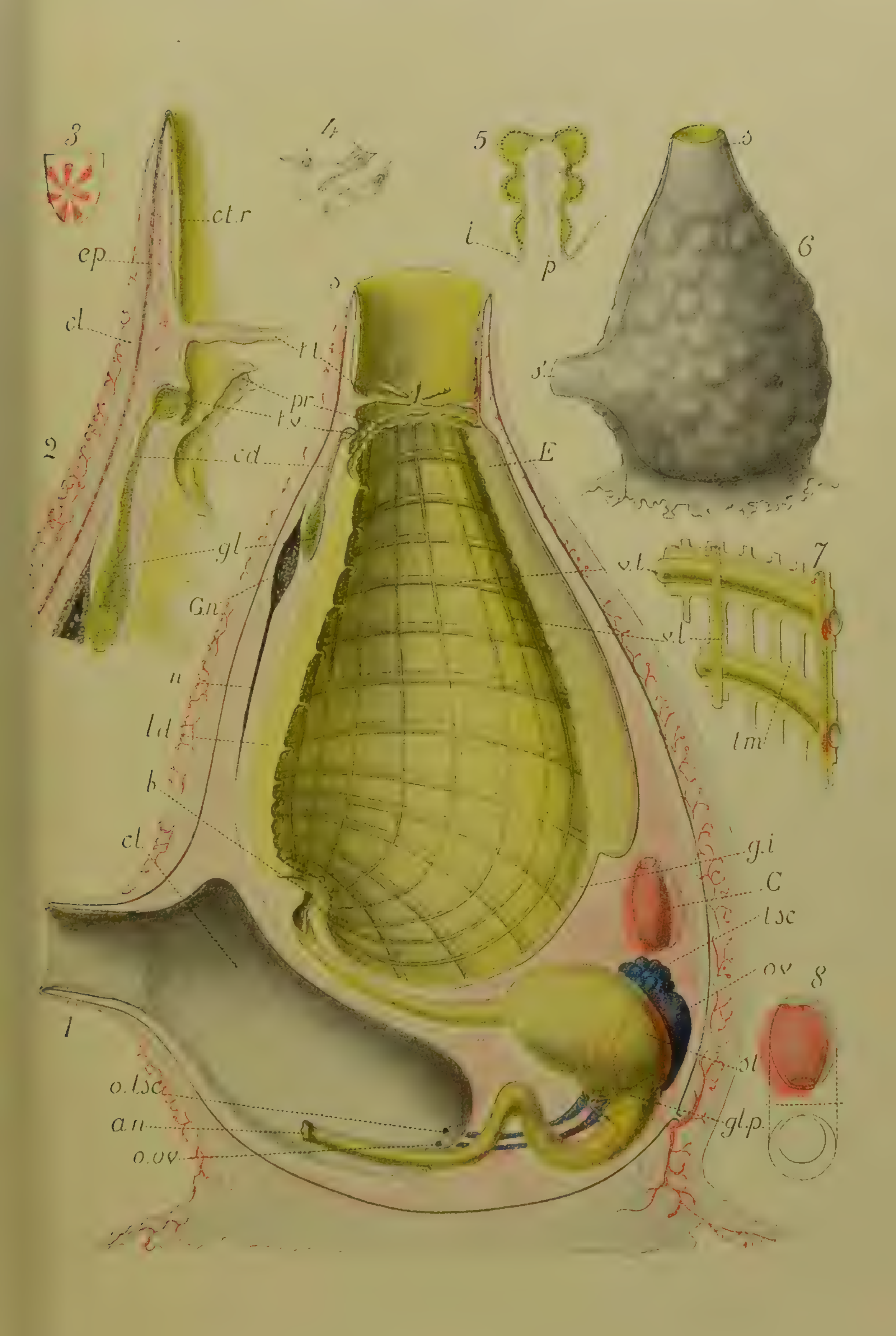
Ce type, que nous rendrons aussi conforme que possible aux formes moyennes du groupe, ne pourra guère donner idée en même temps des formes aberrantes, de celles surtout que des conditions biologiques particulières, en particulier la vie pélagique, a profondément modifiées. Cette lacune sera comblée par les types des groupes moins compréhensifs en lesquels se divisent les Tuniciers.

UROCHORDIA

(TYPE MORPHOLOGIQUE)

an., anus;
b., orifice de l'œsophage;
C., cœur;
cd., conduit de la glande neurale;
cl., cloaque;
ct., tunique avec les diverticules tunicaux;
ct., *r.*, tunique réfléchie;
E., endostyle;
ep., épithélium sous-tunical;
g. i., gouttière inférieure;
gl., glande neurale;
gl. p., glande pylorique;
G. n., ganglion nerveux;
l., lèvres de l'endostyle;
l. d., languettes dorsales;
n., tronc nerveux dorsal;
ov., ovaire;
o. ov., orifice de l'ovaire;
o. tsc., orifice du testicule;
p., cils de l'endostyle;
pr., gouttière péricoronale;
s., siphon buccal;
s'., siphon cloacal;
st., estomac;
tm., trémas de la branchie;
tsc., testicule;
t. t., tentacules buccaux;
t. v., tubercule vitratile;
v. l., sinus longitudinal;
v. t., sinus transversal.

Fig. 1. Coupe sagittale. (Le tube digestif et le cœur ont été laissé entiers) (Sch.).
Fig. 2. Détail de la région du tubercule vibratile (Sch.).
Fig. 3. Coupe transversale d'un muscle (d'ap. Maurice).
Fig. 4. Cellules de la tunique (Sch.).
Fig. 5. Coupe transversale de l'endostyle (Sch.).
Fig. 6. Aspect de l'extérieur (Sch.).
Fig. 7. Détail de la branchie (Sch.).
Fig. 8. Cœur vu de face et en coupe (Sch.).


3
4
5
6
7
8
2
1
ct.r
ep
cl
r.t
pr
t.v
cd
gl
Gn
E
v.t
s.t
tm
i
p
o
ld
b
cl
g.i
C
t.sc
ov
st
gl.p
o.t.sc
a.n
o.ov

sation des Tuniciers. Occupant à eux deux toute la portion axiale du corps, ils réduisent les parties massives de celui-ci à une épaisse muraille disposée autour d'elles comme la paroi d'un cylindre creux. Cette paroi comprend cependant toutes les parties qui doivent nécessairement se trouver entre les cavités d'un pharynx ou d'un cloaque et le dehors, savoir : 1° la *paroi du corps* avec les diverses couches que nous allons bientôt lui décrire; 2° la *paroi du pharynx* ou du *cloaque*, formée aussi de diverses couches que nous indiquerons; 3° enfin un espace interposé, qui n'a nulle part les caractères d'un cœlome et se trouve réduit à des interstices occupés par le sang, à certaines places élargis et régularisés en forme de sinus vasculiformes, partout ailleurs étroits et absolument irréguliers : nous l'appellerons le *schizocœle*. Il s'étend cylindriquement autour des cavités pharyngienne et cloacale et se prolonge entre les deux lames de la cloison qui sépare ces deux cavités.

Par le fait que le pharynx et le cloaque s'adossent l'un à l'autre, le reste du *tube digestif* ne peut s'étendre librement entre eux, comme chez les autres animaux. Il est forcément rejeté sur le côté et se contourne en une anse très fermée. Il forme ainsi une masse située dans le schizocœle, excentriquement du côté ventral, au niveau de la cloison de séparation du cloaque et du pharynx; l'œsophage s'ouvre au fond du pharynx près du bord dorsal, aussi doit-il s'insinuer entre les deux feuillets de la cloison pharyngo-cloacale pour gagner la face ventrale où se trouve l'estomac d'où part l'intestin qui va déboucher sur le plancher du cloaque.

A l'exception du ganglion nerveux et de la glande prénervienne situés loin de là, tous les viscères se groupent autour de l'anse digestive. On y trouve d'abord, au-dessus de l'estomac, le *cœur* entouré de son *péricarde;* puis, au-dessous de l'anse digestive, de chaque côté, deux glandes sexuelles, un *ovaire* et un *testicule*, car l'animal est toujours hermaphrodite. Les quatre glandes viennent s'ouvrir par autant de canaux distincts dans le cloaque, de part et d'autre du rectum, mais moins loin que celui-ci, entre l'anus et le fond du sac cloacal.

La cloison pharyngo-cloacale est percée, à droite et à gauche de la ligne médiane (où se trouve dans son épaisseur l'œsophage), de quelques longues fentes disposées symétriquement d'avant en arrière; ce sont les *fentes stigmatiques* ou *stigmates*. Ces stigmates percent les deux feuillets de la cloison et établissent un passage direct entre les cavités pharyngienne et cloacale. Dans ces fentes, les feuillets propres de ces deux cavités se continuent l'un avec l'autre, de manière à intercepter toute communication avec l'espace schizocœlien situé entre elles. Les longues fentes stigmatiques sont en outre recoupées par de petites trabécules allant de l'une à l'autre de leurs lèvres, en courtes fentes longitudinales appelées *trémas*. Ces trabécules sont creuses comme les bandelettes antéro-postérieures qui séparent les stigmates et, comme celles-ci, contiennent un prolongement du schizocœle. Le fond du pharynx est

donc formé par une lame perforée et, comme ces perforations servent au passage de l'eau destinée à la respiration, on donne le nom de *branchie* à cette lame qui forme le fond du pharynx et le sépare du cloaque. Mais les stigmates ne se limitent pas d'ordinaire au fond de la cavité pharyngienne; il s'en trouve aussi, le plus souvent, sur les parois latérales du pharynx, presque jusqu'à la base du siphon buccal, et dans ce cas le pharynx tout entier se trouve transformé en branchie, si bien que l'on emploie ces deux termes, *pharynx* ou *branchie*, indifféremment pour désigner l'organe. Ces stigmates latéraux (ou les trémas en lesquels ils se décomposent) s'ouvriraient non dans le cloaque mais dans le schizocœle, si une disposition spéciale ne venait rétablir le rapport nécessaire. A droite et à gauche du fond du pharynx, le cloaque envoie un diverticule cœcal, en forme de sac aplati, qui s'insinue dans le schizocœle et vient s'appliquer contre la paroi pharyngienne. Ces deux sacs sont très minces, mais très étendus en largeur et en hauteur : en hauteur, ils montent presque jusqu'à la base du siphon buccal; en largeur, ils s'avancent presque jusqu'aux plans médians dorsal et ventral; ils cernent donc presque entièrement la branchie et la transforment en un sac suspendu s'attachant au corps à la base du siphon buccal. En raison de ce fait, on leur a donné le nom de *cavités péribranchiales*. Sauf leur abouchement dans le cloaque, ces cavités restent entièrement indépendantes l'une de l'autre : sur les lignes médianes dorsale et ventrale, elles s'adossent l'une à l'autre et forment là, par leur adossement, deux lames qui rattachent la branchie au corps; ces lames sont les *cloisons branchio-pariétales dorsale* et *ventrale*, cette dernière appelée aussi, on verra pourquoi, la *cloison sous-endostylaire*. Cette indépendance des deux cavités étant bien constatée, disons qu'on les désigne souvent ensemble sous le nom de *cavité péribranchiale*, considérant pour la commodité des descriptions une cavité unique faisant tout le tour du pharynx, mais subdivisée en deux moitiés indépendantes par les cloisons dorsale et ventrale.

La cavité péribranchiale ainsi comprise a donc deux *feuillets*, un *externe* ou *pariétal* et un *interne* ou *branchial*. Ce dernier est perforé par les stigmates et trémas des parois verticales de la branchie, de la manière que nous avons décrite pour le fond de cet organe, et de la sorte l'eau qui a traversé ces orifices est conduite directement au cloaque. Le feuillet pariétal s'applique à la paroi du corps et la tapisse. Les gros viscères, anse digestive et glandes génitales, sont naturellement en dehors de lui et il peut, soit passer sur eux sans se détourner, soit contourner de près toutes leurs saillies ou même les entourer tout à fait en certains points, allant derrière eux s'adosser à lui-même pour leur former un mésentère, en sorte que ces organes sont, en fait, saillants dans la cavité péribranchiale et rattachés seulement à sa paroi externe. Mais qu'il en soit de l'une ou de l'autre façon, le rapport morphologique reste toujours le même, ces viscères sont en dehors de la cavité péribranchiale, dans les espaces du schizocœle.

Pour bien concevoir les rapports un peu compliqués de la cavité péribranchiale et du schizocœle, il faut se représenter les sacs péribranchiaux comme une paire de refoulements partant du cloaque et s'insinuant dans le schizocœle, en sorte qu'entre le feuillet externe de ces refoulements et la paroi du corps, de même qu'entre leur feuillet interne et la branchie, il reste un espace schizocœlien, virtuel peut-être, au moins à certaines places, mais toujours présent. En somme, sur une coupe transversale passant par la branchie, on trouve : 1° la paroi du corps; 2° la portion pariétale du schizocœle contenant les viscères et du sang; 3° le feuillet pariétal de la cavité péribranchiale; 4° la cavité péribranchiale contenant de l'eau de mer; 5° le feuillet branchial de la cavité péribranchiale; 6° la portion branchiale du schizocœle contenant seulement des tissus sanguins; 7° la branchie. Les cavités péribranchiales doivent être bien comprises, parce que, bien qu'absentes chez certains groupes, elles constituent un des traits les plus caractéristiques de l'organisation du Tunicier ([1]).

Après cette large description des rapports généraux des organes passons à celle de leur disposition particulière et de leur structure.

Paroi du corps. — La paroi du corps se compose d'un *épiderme* (**22**, *fig.* 2, *ep.*) revêtu d'une cuticule épaisse, la *tunique* (*ct.*), et doublé en dedans d'une couche *dermo-musculaire.*

L'*épiderme* est formé d'une unique couche de cellules prismatiques souvent pourvues de granulations pigmentaires qui donnent à l'animal une couleur d'ailleurs fort variable selon les espèces.

La *tunique* forme un épais revêtement d'une substance biréfringente peu ou point différente de la cellulose végétale ([2]). Elle est anhiste ou parfois, à certaines places, montre une structure plus ou moins nettement fibrillaire. Elle a la signification d'une cuticule ([3]). A son intérieur, se trouvent des cellules (*fig.* 4) que l'on a longtemps crues émigrées de l'épiderme, mais qui, dans presque tous les cas où on a pu vérifier leur

---

([1]) On voit que, par ses rapports avec le schizocœle et avec les viscères, la cavité péribranchiale offre une grande ressemblance avec une cavité péritonéale; comme d'autre part, elle paraît, du moins dans certains cas, se développer à la manière d'une entérocœle, divers auteurs, avec Van Beneden et Julin, la considèrent comme un véritable cœlome. Cette assimilation est soutenable; mais elle a aussi contre elle quelques faits dont l'importance ne peut être méconnue, en particulier celui qu'elle est, dans certains cas, certainement ectodermique. Aussi, pour ne rien préjuger, lui conserverons-nous son ancien nom consacré par l'usage.

([2]) Berthelot la considère comme formée d'une substance spéciale, la *tunicine*, qui ne serait point à confondre avec la cellulose végétale, bien qu'elle lui ressemblât beaucoup. Mais les recherches récentes ont démontré que la tunicine est véritablement identique à la cellulose. Sa composition centésimale, d'après Berthelot lui-même, donne 44,6 de C et 6,1 d'H, nombres très voisins de ceux que demande la formule $C^6H^{10}O^5$ de la cellulose, savoir 44,4 C et 6,2 H. Winterstein, Schäfer et autres ont démontré l'inanité des autres caractères différentiels.

([3]) Cependant, la membrane des cellules formatrices de la tunique est azotée et la substance cellulosique est extérieure à cette membrane. Cela constitue par rapport à la cellulose végétale qui forme la membrane cellulaire elle-même une importante différence morphologique sur laquelle Schacht a attiré l'attention.

origine, se sont montrées mésodermiques (¹). Ce sont des éléments libres du mésenchyme qui passent dans la tunique grâce à des mouvements amœboïdes, en écartant les cellules épidermiques. Là, certains se montrent sous l'aspect de cellules bien vivantes, amœboïdes, capables de se multiplier par division; d'autres sont fusiformes ou étoilées, et proviennent d'une différenciation des précédentes; d'autres sont le siège d'une dégénérescence vacuolaire ou autre plus ou moins avancée; d'autres sont chargées de pigments, ordinairement de même couleur que celui de l'épiderme et servant à donner à l'animal les vives couleurs dont il est parfois orné; d'autres enfin, se montrent chargées de *substances de réserve* qu'elles ont amassées pendant leur séjour dans le schizocœle (²). Sur les siphons, la tunique s'amincit, surtout vers leur bord libre, et là, pénètre à leur intérieur pour ne s'arrêter qu'à leur base interne où elle se perd un peu au-dessus de la couronne tentaculaire. Cette portion intrasiphonale s'appelle la *tunique réfléchie* (*ct. r.*).

La *musculature* forme deux systèmes (**22**, *fig. 1*), l'un *longitudinal*, l'autre *circulaire*. Le premier est formé de faisceaux qui, partant des siphons où ils sont forts et serrés, se répandent sur le corps en divergeant, s'étalant, et s'amincissant de plus en plus; le second est formé de faisceaux circulaires plus développés aussi, en général, sur les siphons que sur le reste du corps. Le système longitudinal, dans son ensemble, est externe par rapport au circulaire, bien que des faisceaux circulaires puissent s'ajouter en dehors de lui, surtout au niveau des siphons. Il existe aussi, généralement, un système musculaire branchial formé surtout de minces faisceaux transversaux disposés le long des sinus transversaux de la branchie. Tous ces muscles sont lisses; une certaine quantité d'éléments conjonctifs fibrillaires sont disposés entre eux et donnent à la paroi du corps plus de cohésion; en outre, ils émettent d'innombrables trabécules qui vont de la paroi du corps aux viscères ou à la paroi péribranchiale, et transforment le schizocœle en un système d'interstices minuscules où circule le sang, sauf dans certains points où ils réservent les cavités canaliformes ou sinus où ce liquide circule en colonnes régulières. La paroi du corps émet, de préférence vers la partie inférieure de la région ventrale, des prolongements (un ou deux, rarement un grand nombre et alors plus disséminés) qui pénètrent dans la tunique et s'y ramifient. Nous les appellerons les *diverticules vasculaires de la tunique*, ou plus simplement les *diverticules tunicaux* (**22**, *fig. 1*). Ils sont

---

(¹) Cependant, dans certains cas, l'origine épidermique resterait vraie pour une partie au moins des cellules tunicales (*Styelopsis grossularia* d'après Van Beneden, *Didemnum niveum* d'après Salensky [95].

(²) Dans quelques cas, principalement chez les Synascides, on rencontre dans la tunique des *spicules calcaires*, voire même siliceux (Salpes, *Polycyclus Renieri*), plus ou moins semblables à ceux des Éponges, en forme de bâtonnets lisses ou épineux, de sphères épineuses, d'étoiles, d'haltères, de disques, etc. Contrairement à Giard, Seeliger les considère comme n'étant pas d'origine intra-cellulaire.

Pl. 23.

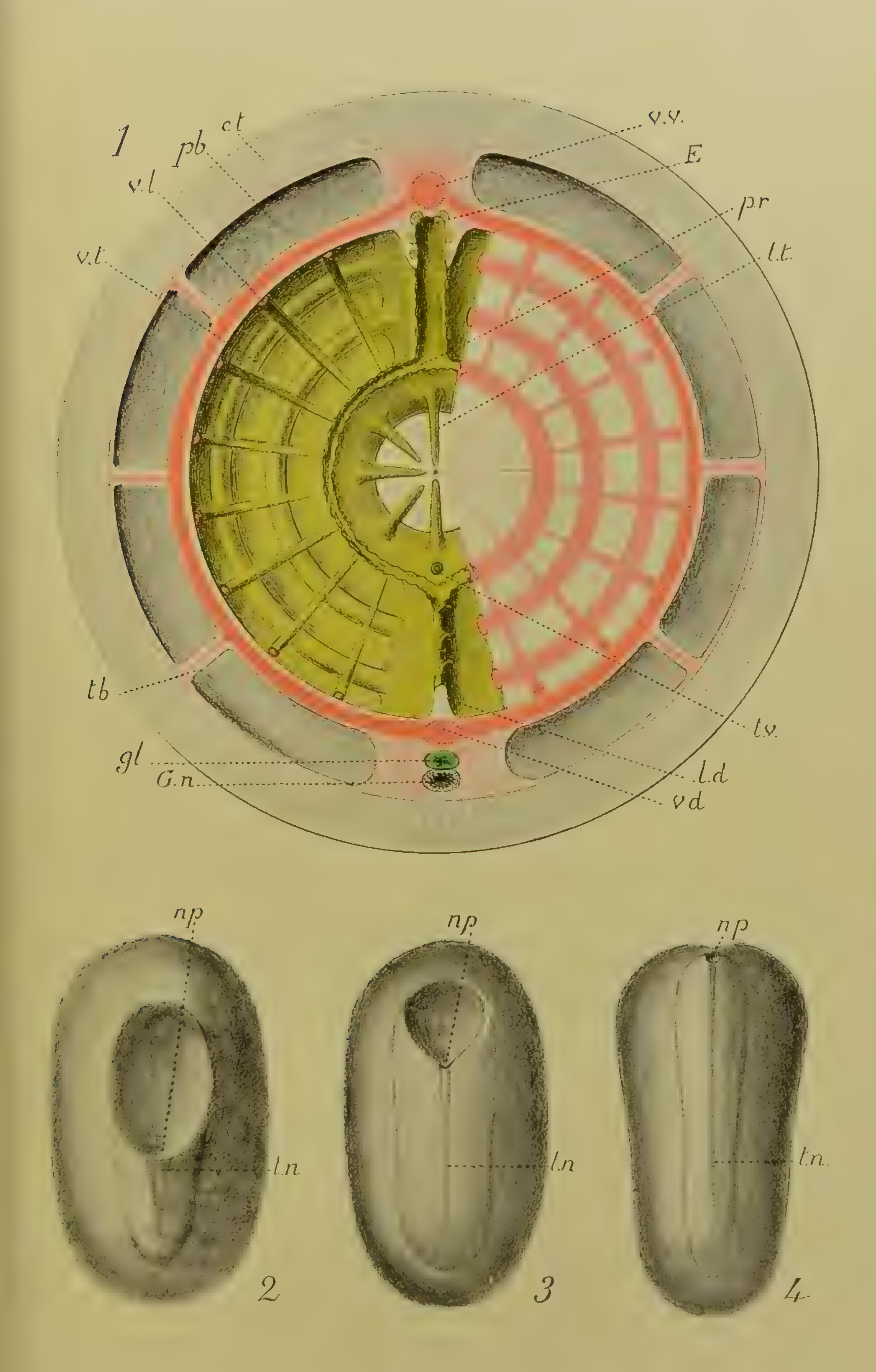
UROCHORDIA

(TYPE MORPHOLOGIQUE)

(*Suite.*)

ct., tunique;
E., Endostyle;
G. n., ganglion nerveux;
gl., glande prénervienne;
l. d., lame dorsale de la branchie portant les languettes;
np., neuropore;
pb., cavité péribranchiale;
p. r., gouttière péricoronale;
tb., trabécules parieto-branchiaux;
t. n., tube nerveux;
t. t., tentacules;
t. v., tubercule vibratile;
v. d., vaisseau dorsal de la branchie;
v. l., vaisseaux longitudinaux de la branchie;
v. t., vaisseaux transversaux de la branchie;
v. v., vaisseau ventral de la branchie.

Fig. 1. Partie supérieure du corps coupée transversalement et vue de dessous (Sch.).
Fig. 2, 3 et *4.* Trois stades successifs du développement montrant la formation du tube nerveux (Sch.).



1
ct
pb
v.l
v.t
v.v.
E
p.r
l.t.
tb
t.v.
gl
G.n
l.d
vd
np
l.n
2
np
l.n
3
np
l.n.
4

grêles, fort longs, leurs ramifications, très variables dans leur disposition, se terminent près de la surface par des dilatations claviformes (**22**, *fig. 2*, *ct.*). Ils sont formés par un prolongement de la paroi du corps avec toutes ses couches, y compris des faisceaux musculaires longitudinaux et une cavité axiale en communication avec le schizocœle et dont nous parlerons en traitant de la circulation du sang.

Siphons. — Ce sont des prolongements de la paroi du corps et des parois pharyngienne ou cloacale avec toutes leurs couches (**22**, *fig. 6*, *s.*, *s'.*). Ils sont particulièrement musculeux, épais à leur base, minces au bord libre souvent découpé en festons. Nous avons indiqué l'existence de la tunique réfléchie ([1]).

Couronne tentaculaire. — C'est une couronne de tentacules (**22** et **23**, *fig. 1*, *ct.*) située à la base du siphon buccal, un peu au-dessous du point où se perd la tunique réfléchie, à l'entrée du pharynx. Ces *tentacules* en nombre très variable (d'une demi-douzaine à une soixantaine) sont de fins prolongements creux, non contractiles, remplis de sang, simples ou ramifiés, généralement de deux ou trois tailles et alors régulièrement alternes. Ils sont disposés horizontalement en travers de l'orifice de manière à constituer une sorte de grillage qui tamise l'eau (**22**, *fig. 2*, *tt.*, et fig. 121) ([2]).

Fig. 121.

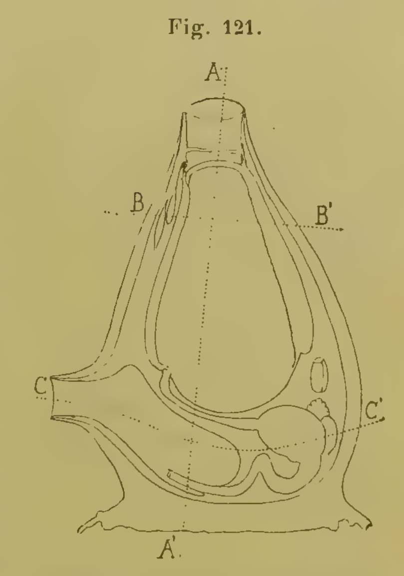


Figure indiquant la direction des coupes des planches 23 et 24.

A A', direction de la coupe représentée **pl. 24**, *fig. 2;*
B B', direction de la coupe représentée **pl. 23**, *fig. 1;*
C C', direction de la coupe représentée **pl. 24**, *fig. 1.*

Pharynx. Branchie. — Le pharynx et la branchie (**22**, *fig. 1*) constituent, comme nous l'avons vu, un seul et même organe en forme de sac suspendu au bord inférieur du siphon inspirateur, pendant librement dans la cavité péribranchiale et rattaché au corps, outre son insertion supérieure, par sa continuité avec l'œsophage et par les deux cloisons pharyngo-branchiales dorsale et ventrale. Nous avons vu aussi qu'il est formé d'une paroi propre doublée en dehors par le feuillet branchial de la cavité péribranchiale et contenant entre ses deux feuillets un espace virtuel ou réel, selon les points, et dépendant du schizocœle. Son épithélium propre est formé de simples cellules cubiques non ciliées. Il présente à considérer divers organes qui sont des différenciations locales de ses parois, savoir : l'*endostyle* (**22** et **23**, *fig. 1*, *E.*), le *cercle péricoronal* (*pr.*), la *crête dorsale* (*l. d.*), le *tubercule*

(1) Morphologiquement, elle est toujours présente, car il y a toujours à ce niveau une cuticule en continuité avec la tunique extérieure; mais on ne la considère comme présente que si elle présente une épaisseur un peu notable, ce qui est le cas le plus habituel.

(2) Il y a parfois une couronne tentaculaire rudimentaire à l'entrée du cloaque, au fond du siphon cloacal.

vibratile (tv.), le *sillon inférieur* (**22**, *fig. 1, g. i.*), l'*orifice œsophagien* et les *fentes branchiales.*

Endostyle (**22**, *fig. 1* et *5;* **23**, *fig. 1*, et **24**, *fig. 2, E.*). — C'est une large et profonde gouttière, à parois épaisses, qui règne dans toute la hauteur du bord ventral du pharynx, le long de la même ligne qui, sur la face opposée de la même paroi, donne insertion à la cloison ventrale ou sous-endostylaire qui sépare en avant les deux cavités péribranchiales. C'est un organe volumineux, très apparent même à travers les parois du corps chez les formes transparentes où on l'avait pris pour une sorte de petite baguette ou stylet, d'où son nom. Ce n'est pas une partie surajoutée, c'est une simple modification locale de la paroi pharyngienne qui reste formée à ce niveau d'une seule couche cellulaire. On doit lui distinguer un fond étroit et deux parois latérales très élevées. Le fond est formé de quelques rangées de cellules grêles, élevées, armées de très grands cils (**22**, *fig. 5, p.*), assez longs pour faire saillie hors de la gouttière dans la cavité pharyngienne. Chaque paroi latérale comprend en général trois bandes parallèles, verticales, de grosses cellules glandulaires non ciliées. Chaque bande comprend elle-même plusieurs rangées de cellules. Entre ces bandes, la paroi est formée de petites cellules intermédiaires non glandulaires, mais munies de courts cils vibratiles. Toute cette portion de la gouttière est en contre-bas de la surface interne du pharynx; mais il s'y ajoute de chaque côté un *repli marginal* (*l.*), cilié sur sa face interne ou endostylaire et qui, mince et souple, fait saillie dans la cavité pharyngienne.

Sillon inférieur (**22**, *fig. 1, g. i.*). — En bas, la portion profonde et épaisse de l'endostyle se termine en cul-de-sac, mais ses deux replis marginaux (parfois réduits chacun à une bande ciliaire) se prolongent, toujours dans le plan sagittal, jusqu'à l'orifice œsophagien où ils plongent pour se continuer plus ou moins loin dans l'œsophage.

Cercle péricoronal (**22**, *fig. 1* et *2;* **23** *fig. 1*, et **24**, *fig. 2, pr.*). — En haut, la portion épaisse et profonde de l'endostyle s'arrête de même en cul-de-sac et ses replis marginaux continuent aussi leur trajet; mais, au lieu de poursuivre la direction primitive, ils s'écartent l'un à droite l'autre à gauche et parcourent chacun la moitié correspondante de l'entrée du pharynx pour venir se rejoindre au bord dorsal de celui-ci. Tantôt, ils sont réduits chacun à une forte ligne vibratile : on les appelle alors les *arcs ciliés;* tantôt et plus souvent, ils continuent à former une lèvre saillante, ciliée sur sa face supérieure continuation de la face interne des replis de l'endostyle, et il s'y ajoute généralement une seconde lèvre qui détermine avec la précédente un *sillon péricoronal* (**23**, *fig. 1, pr.*). Cette lèvre supérieure passe sans s'interrompre au-dessus de la terminaison de l'endostyle; du côté dorsal elle se continue avec elle-même, en sorte qu'elle est entièrement circulaire, ininterrompue; la lèvre inférieure, au contraire, reste composée de deux moitiés droite et gauche qui, ventralement, se continuent avec les replis de l'endostyle et dor-

salement se réunissent pour se continuer avec l'origine de la crête dorsale dont nous allons bientôt parler. Sous l'une ou l'autre de ces formes, le cercle péricoronal, toujours beaucoup plus petit que l'endostyle, est invariablement situé au-dessous du cercle tentaculaire, séparé de lui par un petit espace.

Crête dorsale (**22**, *fig. 1* et *2*, et **23**, *fig. 1, l. d.*). — C'est une petite formation, saillante dans la cavité branchiale, tout le long du bord dorsal, commençant au cercle péricoronal et descendant jusqu'à l'orifice œsophagien. Sur la face opposée de la paroi branchiale, la cloison dorsale lui correspond comme la cloison ventrale à l'endostyle, mais s'étend moins loin que la crête puisqu'elle s'arrête au bord supérieur du cloaque. La crête peut se présenter sous deux aspects, sous celui d'une lamelle continue, la *lame dorsale*, ou sous celui d'une série de petites *languettes dorsales* indépendantes : ces deux aspects ne sont point d'ailleurs inconciliables, car il y a parfois une lamelle continue le long du bord adhérent et découpée en languettes au bord libre. C'est ce moyen terme que nous donnerons pour caractère à notre type. On ne sait laquelle des deux dispositions est la plus primitive. En tout cas, lame ou languette sont incurvées à droite de manière à limiter une sorte de cannelure latérale appelée *gouttière dorsale;* elles sont d'ordinaire ciliées au moins sur une partie de la face tournée vers la gouttière.

Tubercule vibratile (**22**, *fig. 1* et *2*, et **23**, *fig. 1*, *t. v.*). — C'est simplement une petite papille saillante portant à son sommet l'orifice de l'*organe vibratile* ou partie terminale dilatée en trompette et ciliée du canal de la glande prénervienne. Ce tubercule est invariablement situé au côté dorsal de l'entrée du pharynx, dans l'étroit espace interposé à la couronne tentaculaire et au cercle coronal, qui même d'ordinaire se détourne vers le bas pour lui faire place.

Orifice œsophagien (**22**, *fig. 1*, *b.*). — Il est percé dans le fond horizontal de la branchie, toujours dans le plan sagittal, au voisinage de la paroi dorsale. Ce n'est pas un simple orifice placé au milieu des trémas branchiaux. Il est entouré d'une *aire œsophagienne* assez large où le fond épaissi du sac branchial ne porte jamais de stigmates. La crête dorsale contourne, à sa terminaison, le bord gauche de l'aire œsophagienne.

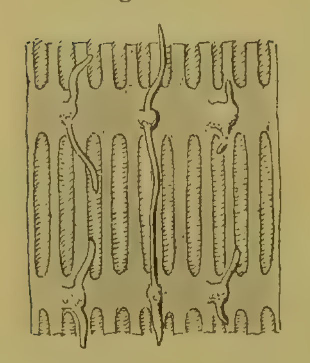
Fentes branchiales (**22**, *fig. 1* et 7; **23**, *fig. 1*, et **24**, *fig. 2*). — Les parois verticales du sac branchial, à partir d'une petite distance au-dessous du cercle péricoronal, et son fond horizontal, à partir du bord de l'aire œsophagienne, sont percés de fentes stigmatiques circulaires horizontales, séparées par d'étroites bandes intermédiaires de tissu non perforé. Ces fentes sont interrompues ventralement par l'endostyle ou le sillon inférieur, dorsalement par la crête dorsale, en sorte qu'elles sont formées de deux moitiés décrivant chacune un peu moins d'une demi-circonférence. Elles sont tapissées par l'épithélium branchial, qui se continue à leur face externe avec l'épithélium péribranchial et

qui, dans la traversée de chaque fente, est formé de hautes cellules ciliées dont les cils sont assez longs pour se joindre d'un bord à l'autre au milieu de la fente. Elles sont découpées chacune en une série de *trémas* verticaux (**22**, *fig.* 7, *tm.*) par de petites trabécules s'étendant d'une lèvre à l'autre et garnis aussi de cils vibratiles. Les trémas des fentes successives sont d'ordinaire orientés en files verticales régulières, et il peut arriver que l'orientation longitudinale soit plus apparente que l'orientation transversale ; mais la dernière n'en est pas moins toujours la plus primitive et la plus fondamentale.

Le degré d'organisation de la branchie que nous venons de décrire est une sorte d'état moyen qui peut subir des réductions et des amplifications. Les premières seront décrites avec les types qui les présentent, mais nous devons dès maintenant donner une idée des secondes.

Les bandes interstigmatiques sont occupées par des *sinus sanguins transversaux*, que nous décrirons en parlant de l'appareil circulatoire. Sous la poussée du sang qu'ils contiennent, ces sinus peuvent donner naissance à des papilles vasculaires saillantes dans la cavité branchiale ; ailleurs (fig. 122), on voit ces *papilles* se diviser en deux branches, l'une ascendante, l'autre descendante ; enfin, ces branches verticales peuvent se souder en *sinus longitudinaux*. Ces sinus (**22**, *fig.* 7, *v. l.*) sont nécessairement saillants *en dedans* des transversaux (*v. t.*) et de la trame fondamentale formée par les petites trabécules verticales qui séparent les trémas. Malgré leur origine fragmentaire, ils prennent le plus souvent un aspect continu et, surtout vu de la cavité branchiale, leur ensemble peut former un système plus apparent que celui des sinus transversaux ; mais, ici comme pour les fentes, c'est le système transversal qui est le plus typique et le plus primitif. Les sinus longitudinaux déterminent avec les transversaux, auxquels ils sont soudés à chaque point de croisement, un treillage à mailles rectangulaires (**22**, *fig.* 7), en général plus larges que hautes, dont le fond est occupé par la *membrane fondamentale*, percée d'une courte rangée horizontale de trémas verticaux. C'est là une disposition typique fréquente. Il ne manque pas de modifications plus avancées, mais il ne saurait en être question ici.

Fig. 122.



Portion de la branchie de *Perophora banyulensis* montrant les languettes des sinus transverses (d'ap. Lahille).

Cloaque et cavités péribranchiales (**22**, *fig.* 1 ; **23**, *fig.* 1, et **24**, *fig.* 1 et 2, *cl.* et *pb.*). — Le cloaque est une simple cavité sans différenciation spéciale de ses parois : il est tapissé d'un épithélium prismatique non cilié, doublé d'une couche dermique sous laquelle vient immédiatement le schizocœle. Sur son plancher on trouve, au milieu, le rectum saillant et l'anus (**22**, *fig.* 1, *an.*), et sur les côtés, plus profondément, les deux paires d'orifices génitaux (*o. ov.* et *o. tsc.*) ; son fond est

Pl. 24.

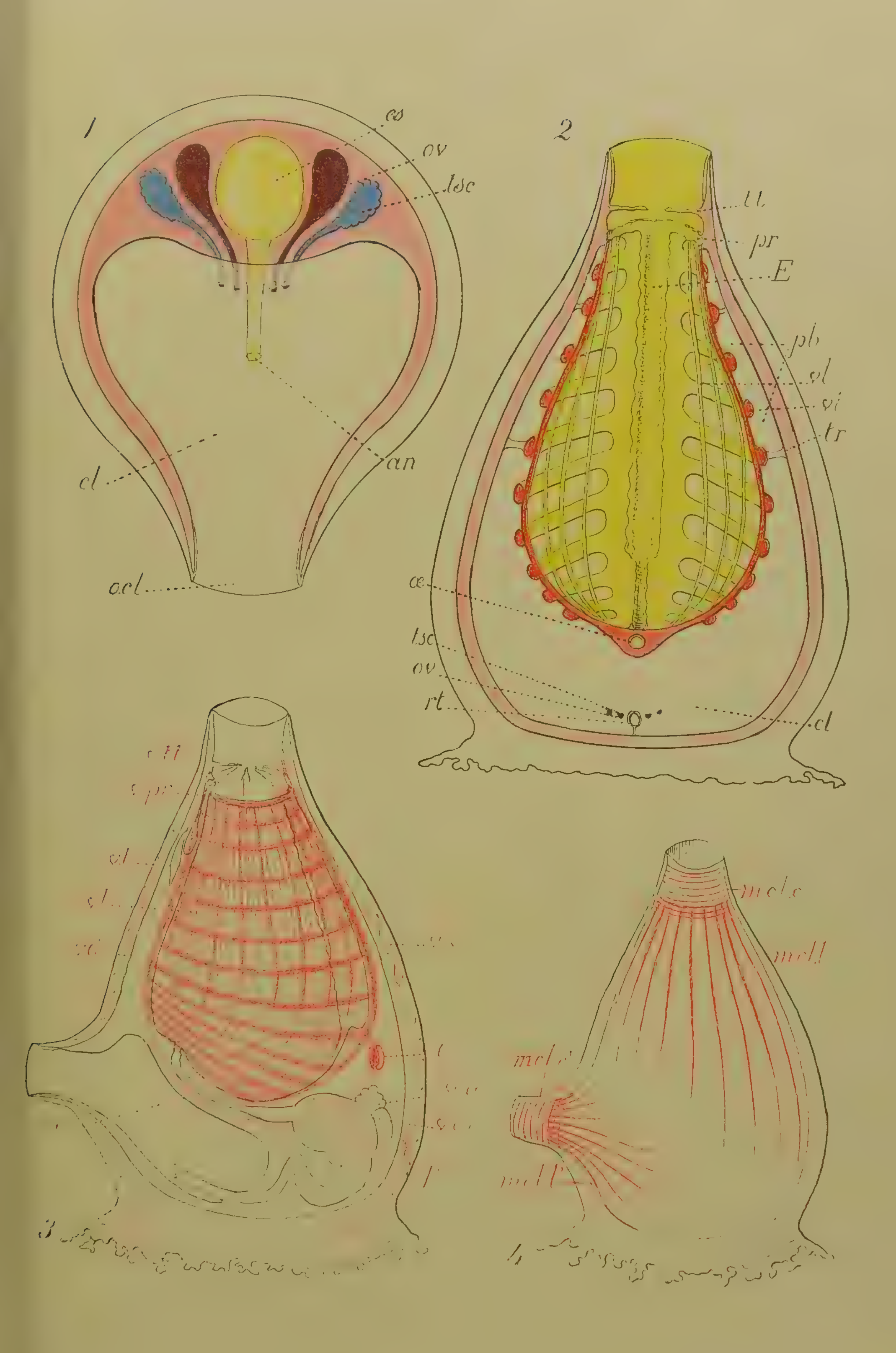
UROCHORDIA

(TYPE MORPHOLOGIQUE)

(*Suite.*)

an., anus;
C., cœur;
cl., cloaque;
E., endostyle;
es., estomac;
mcl. c., muscles circulaires du siphon buccal;
mcl. c'., muscles circulaires du siphon cloacal;
mcl. l., muscles longitudinaux du siphon buccal;
mcl., *l'.*, muscles longitudinaux du siphon cloacal;
o. cl., orifice cloacal;
œ., œsophage;
ov., ovaire;
p., point par lequel les vaisseaux pénètrent dans la tunique;
pb., cavité péribranchiale;
pr., gouttière péricoronale;
rt., rectum;
tr., trabécules de la cavité péribranchiale;
tsc., testicule;
tt., tentacules;
v. d., vaisseau dorsal de la branchie;
v. es., vaisseaux de l'estomac;
v. g., vaisseaux génitaux;
v. i., vaisseau intestinal;
v. l., vaisseaux longitudinaux de la branchie;
v. pr., vaisseau de la gouttière péricoronale;
v. tt., vaisseaux tentaculaires;
v. v., vaisseau ventral de la branchie.

Fig. 1. Coupe passant par l'orifice cloacal et les organes génitaux (Sch.).
Fig. 2. Coupe transversale passant par l'axe vertical du corps (Sch.).
Fig. 3. Disposition de l'appareil circulatoire (Sch.).
Fig. 4. Disposition de la musculature (Sch.).



1
œ
ov
tsc
cl
an
ocl
2
tt
pr
E
pb
sl
si
tr
œ
tsc
ov
rt
cl
3
4
mclc
mcll
mclc
mcll

formé, au milieu, par la lame branchio-cloacale qui constitue le fond de la branchie; sur les côtés, il conduit par deux longs orifices fissiformes dans les cavités péribranchiales (**23**, *fig. 1*, *pb.*). Nous avons suffisamment décrit ces dernières, pour n'avoir pas à y revenir. Ajoutons seulement que leur épithélium est formé de cellules aplaties non ciliées. Fréquemment, elles sont traversées (outre les cloisons dorsale et ventrale qui les séparent l'une de l'autre) par de nombreuses *trabécules pariéto-branchiales* (*tb.*) vasculaires, s'étendant directement des sinus transversaux (*v. t.*) à la paroi opposée de la cavité péribranchiale. Ces trabécules contribuent, avec les deux cloisons et avec l'insertion pharyngienne, à soutenir et à immobiliser le sac branchial.

Tube digestif (**22**, *fig. 1*). — Il est formé d'un *œsophage* qui, partant de l'orifice œsophagien, se rend en droite ligne vers la partie ventrale du corps où il s'ouvre dans un *estomac* ovoïde (*st.*), assez court, d'où part un *intestin* cylindrique dont nous avons vu les rapports avec le cloaque. Les parois sont formées d'un épithélium cilié dans l'œsophage et l'intestin, et en partie glandulaire, en partie cilié dans l'estomac, doublé d'une couche d'épaisseur très variable de ce même tissu conjonctif lacuneux qui comble le schizocœle.

Il existe un organe annexe très constant et très caractéristique du Tunicier, c'est la *glande pylorique* (*gl. p.*), décrite chez certaines formes sous le nom d'*organe hyalin*. C'est une glande en tubes ramifiés qui part du pylore et répand ses ramifications sur l'intestin. Les extrémités des tubes sont parfaitement closes, mais son épithélium peu épais, non cilié, n'a pas bien nettement le caractère d'un épithélium glandulaire. Il n'est donc pas absolument certain que ce soit là une glande digestive, et il reste permis de supposer que ce pourrait être un appareil absorbant.

Appareil circulatoire (**22**, *fig. 1*, et **24**, *fig. 3*, *C.*). — Il existe constamment un *cœur* situé, dans le schizocœle, entre l'anse digestive et l'extrémité inférieure de l'endostyle. Il a la forme d'un court cylindre (**22**, *fig. 8*) et est contenu dans un *péricarde* de même forme auquel il est soudé le long d'une des génératrices. C'est là une disposition tout à fait constante et caractéristique. Elle résulte de ce qu'il se forme d'abord un péricarde qui, en s'invaginant, forme le cœur. Le cœur n'est donc que le feuillet réfléchi d'un péricarde invaginé. Le feuillet externe ou péricarde est formé d'un simple épithélium plat; sur le feuillet réfléchi ou cardiaque, les cellules donnent naissance à des éléments musculaires striés, situés du côté de la cavité où est le sang, tandis que la partie endothéliale regarde la cavité péricardique. Il résulte de ces dispositions que le sac péricardique est entièrement clos, tandis que le cylindre cardiaque s'ouvre aux deux bouts dans les lacunes schizocœliennes et est naturellement rempli par le sang qu'elles contiennent. Le cœur n'a pas de valvules, mais il se contracte progressivement d'une extrémité vers l'autre, ce qui détermine la progression du sang dans un sens déterminé. Constamment, après quelques minutes, le sens du courant se renverse par le

fait que le cœur se contracte en sens inverse, et cela se reproduit ainsi périodiquement pendant toute la vie de l'animal. C'est là encore un trait caractéristique et constant de l'organisation des Tuniciers.

Pour bien comprendre l'appareil circulatoire, il faut se le représenter sous sa condition la plus primitive et voir se réaliser peu à peu les perfectionnements qui se rencontrent chez des types de plus en plus différenciés. Cette condition primitive est celle où il n'y a d'autres organes pour la fonction circulatoire que le cœur et les lacunes irrégulières du schizocœle. Sous la poussée du cœur (considéré dans la phase où il se contracte de bas en haut), le sang monte dans la cloison sous-endostylaire (**24**, *fig. 3*, *v. v.*), arrive à la base du siphon branchial, la contourne en passant sous le cercle coronal (*v. pr.*), arrive au bord dorsal de ce siphon, descend le long du bord dorsal de la branchie (*v. d.*), sous la crête dorsale, arrive à l'œsophage, le suit (*v. i.*) et se jette enfin dans les lacunes péristomacales (*v. es.*), d'où il rentre dans le cœur par l'orifice opposé à celui par lequel il était sorti. Il a ainsi formé un cercle vertical comprenant sur son trajet le cœur, la branchie et l'anse digestive. Ce trajet ne représente bien entendu qu'une direction générale et principale. En tous les points, des courants sanguins s'en détachent pour se répandre dans les parties voisines : du courant sous-endostylaire (**23**, *fig. 1*, *v. v.*), partent des courants qui se portent en avant vers la paroi du corps et se répandent dans ses lacunes, tandis que d'autres s'en détachent en arrière pour parcourir les lacunes des bandes horizontales interstigmatiques (**24**, *fig. 3*, *v. t.*), et de là se répandre dans celles des trabécules qui séparent les trémas; du courant péricoronal, se détachent en haut des courants qui montent dans le siphon branchial (*v. tt.*), en bas des courants (*v. l.*) qui descendent dans les bandes longitudinales de la branchie lorsque celles-ci existent : du courant dorsal, s'échappent des courants qui se répandent dans la portion dorsale de la paroi du corps et vont jusque dans le siphon cloacal; enfin, des lacunes qui entourent le tube digestif le sang se répand tout autour sur les organes génitaux et dans la partie inférieure de la paroi du corps et du siphon cloacal. Ajoutons que des communications plus directes entre la circulation branchiale et celle de la paroi du corps s'établissent par l'intermédiaire des trabécules pariéto-branchiales (**23**, *fig. 1*, *tb.*).

Partout où les courants sanguins ont une certaine forme et une certaine constance dans leur direction, les lacunes s'orientent, s'élargissent et donnent naissance à des sinus vasculiformes qui, physiologiquement, ne diffèrent point de vaisseaux véritables, mais qui n'ont ni paroi propre, ni revêtement endothélial, en sorte qu'ils communiquent en tous les points avec les lacunes ambiantes restées petites et non orientées. Les sinus ainsi formés correspondent exactement aux courants que nous venons d'indiquer. Mais ils n'apparaissent pas tous en même temps ; les uns se montrent déjà dans les formes les plus inférieures; les autres n'apparaissent que dans les types les plus élevés. Pour tenir compte dans la

mesure du possible de leur rang d'apparition, on pourrait les énumérer dans l'ordre suivant : un *sinus sous-endostylaire* ou *ventral*, un *sinus péricoronal*, un *sinus dorsal*, des *sinus transversaux de la branchie*, des *sinus intestinaux* et *stomacaux*, des *sinus trabéculaires* contenus dans les trabécules qui séparent les trémas, des *sinus pariétaux* variés circulant dans la paroi du corps, des *sinus pariéto-branchiaux*, des *sinus longitudinaux de la branchie*, sans compter d'innombrables sinus de moindre importance que l'on trouve partout, dans les siphons, les tentacules, les organes génitaux, etc., etc., etc. Ne manquons pas de rappeler, enfin, les *sinus tunicaux* contenus dans les diverticules nourriciers de la tunique. Ces diverticules sont formés par un prolongement de la paroi du corps avec toutes ses couches, et contiennent une cavité axiale en libre communication (**24**, *fig. 3*, *p.*) avec le schizocœle. Or, cette cavité est divisée par une cloison diamétrale en deux moitiés indépendantes qui ne communiquent entre elles qu'à l'extrémité en cul de sac de chaque ramification terminale. Le sang ne circule sans doute pas véritablement dans ces canaux, mais il peut y être soumis à des oscillations suffisantes pour leur fonctionnement.

Le *sang* est formé d'un liquide faiblement albumineux contenant des leucocytes.

Appareil excréteur. Système nerveux. — Le ganglion (**22**, *fig. 1* et *2*, *G. n.*), dont nous avons indiqué la position constante vers le milieu de l'espace intersiphonal, est fusiforme et, par ses extrémités, envoie deux groupes de nerfs qui se rendent manifestement aux deux siphons et probablement aux autres organes. En outre de ces rameaux qui sont de simples nerfs, il envoie vers le bas un prolongement appelé *cordon viscéral* (**22**, *fig. 1*, *n.*) qui, bien que son existence n'ait pas été partout vérifiée, semble bien caractéristique du Tunicier. C'est en effet une dépendance du système nerveux central, car il contient des cellules nerveuses mêlées à ses éléments fibrillaires. Le ganglion lui-même est formé de fibres au centre et de cellules à la surface.

Glande prénervienne et organe vibratile. — Accolée à la face antérieure du ganglion nerveux est une *glande* (**22**, *fig. 1* et *2*, *gl.*) souvent plus volumineuse que lui, formée d'une masse cellulaire à éléments arrondis, contenue dans une enveloppe conjonctive et creusée au centre d'une cavité irrégulière qui semble résulter de la destruction d'une partie de ses éléments. Il en part un *canal excréteur* (*c. d.*) formé d'un simple tube épithélial, non cilié, qui se dirige verticalement en haut. En approchant de sa terminaison, ce canal se dilate en trompette et devient fortement cilié. Cette partie terminale constitue l'*organe vibratile*. Son embouchure se trouve au centre d'une papille saillante qui n'est autre que le *tubercule vibratile* (*t. v.*) déjà décrit.

Organes des sens. — Il n'y a, sauf rare exception, ni œil ni otocyste. Les tentacules ne sont pas des organes tactiles. On ne sait rien d'un sens du goût. L'*organe vibratile* a peut-être des fonctions olfactives. Seuls, les

bords des siphons, doués d'une sensibilité tactile très vive, constituent un organe des sens incontestable.

Organes génitaux (22 et 24, *fig. 1*, *ov.* et *tsc.*). — Il n'y a que peu de choses à ajouter à ce que nous avons dit de leur position. Les ovaires (22, *fig. 1*, *ov.*) ont plus de tendance à former des glandes massives et les testicules (*tsc.*) des glandes ramifiées. Il y a d'ailleurs des variations considérables dans leur nombre et leur disposition.

Physiologie.

L'animal habite exclusivement la mer.

Nous verrons qu'il existe des formes libres, pélagiques, capables de se déplacer; mais ici tous les mouvements se bornent à la contraction et à l'épanouissement du corps et surtout des siphons. L'épanouissement se fait surtout par le relâchement musculaire et une sorte d'érection des tissus par l'afflux du sang à la périphérie. La contraction est musculaire : elle a surtout pour instruments les muscles des siphons qui, rétractés par leurs fibres longitudinales, contractés et froncés par leurs sphincters, disparaissent presque à la vue.

Quand l'animal est épanoui, un courant d'eau continuel le traverse entrant par la bouche, passant par les trémas branchiaux dans la cavité péribranchiale, de là dans le cloaque, et sortant par le siphon expirateur. Ce courant est produit exclusivement par les cils des trémas, sans participation des muscles du corps (1).

Il sert à la respiration et à la nutrition.

Pour la première, elle se fait aisément au travers des minces parois des sinus trabéculaires de la branchie.

La seconde se fait par les particules en suspension dans l'eau. Quand ces particules ne sont pas trop volumineuses pour être arrêtées par le tamis grossier que forment les tentacules rabattus horizontalement sur l'entrée du pharynx, elles pénètrent dans la cavité branchiale, mais là, il faut un dispositif spécial pour qu'elles soient acheminées vers l'œsophage et non entraînées à travers les trémas. C'est à cette fonction qu'est destiné cet ensemble de gouttières et d'organes glandulaires que constituent l'endostyle, le cercle péricoronal, la crête dorsale, la gouttière inférieure et peut-être la glande prénervienne. Malheureusement, on n'est guère d'accord sur les fonctions de ces diverses parties. Ce qui est certain, c'est qu'un mucus est sécrété, que ce mucus agglutine les particules et se condense en un cordon qui s'engage dans l'œsophage. Entraîné par le mouvement ciliaire, ce cordon traverse lentement tout le tube digestif et permet aux particules qu'il charrie d'être digérées, tandis que lui-même, étant indigeste, reste intact et ressort par l'anus, agglutinant encore les particules non assimilées. Le mouvement est continu. Sans cesse le cor-

(1) Nous verrons que sous ce rapport, toute la sous-classe des Thaliés fait exception à cette règle.

don est *filé* dans le pharynx et sans cesse évacué par l'anus sous la forme d'un petit boudin qui se rompt de temps à autre sous le choc du courant expirateur. Pour le reste, on n'est pas très bien fixé [1].

La *circulation* a suffisamment été décrite avec l'appareil circulatoire.

L'*excrétion* n'a pour organe différencié que la glande prénervienne. Mais il n'est nullement démontré que ses produits aient le caractère excrémentiel. Nous verrons, en décrivant les types où on les a rencontrées, que certaines cellules mésenchymateuses peuvent jouer le rôle d'un *rein d'accumulation* diffus ou plus ou moins condensé.

On ne sait à peu près rien des *fonctions* nerveuses. Rappelons que les tentacules ne sont point spécialement sensibles et que les bords des siphons sont au contraire le siège d'une sensibilité tactile très vive. Il existe assez souvent au bord des siphons des taches pigmentaires, mais qui semblent non sensibles à la lumière. On pense que l'organe vibratile peut être le siège d'une fonction olfactive, car Fol a vu que les Appendiculaires se contractent vivement quand des particules mises en suspension dans l'eau qu'elles respirent viennent à pénétrer dans cet organe. Il ne nous semble pas y avoir là une raison suffisante pour attribuer d'une manière générale une fonction olfactive à cet organe.

L'hermaphroditisme étant protogynique, il n'y a pas auto-fécondation. Les œufs sont fécondés au dehors ou dans le cloaque qui parfois les retient et leur sert de cavité incubatrice.

Bourgeonnement.

Outre la reproduction sexuelle, il y a le plus souvent une reproduction asexuelle par bourgeonnement, mais ses organes et ses procédés sont si variés qu'il nous est impossible de les schématiser ici. Nous devons renvoyer pour son étude aux types de groupes moins compréhensifs.

Développement [2].

L'œuf et ses enveloppes. — L'ovaire jeune est formé d'un simple sac épithélial auquel la membrane basale de ses cellules forme une mince enveloppe extérieure anhiste. Les cellules germinales, souvent loca-

---

(1) Le mucus est sécrété certainement par les cellules glandulaires de l'endostyle. Le liquide fourni par la glande prénervienne est-il de même nature et contribue-t-il à la formation du cordon? On l'a dit, mais la chose semble peu probable. On admet, en général, avec H. Fol, que le mucus remonte de l'endostyle dans la gouttière péricoronale qui le diffuse en travers de l'orifice pharyngien, et que les filaments formés par sa solidification au contact de l'eau sont acheminés vers l'œsophage, le long de la crête dorsale. Or, la gouttière imparfaite située sous la crête dorsale se perd le plus souvent sous le bord gauche de l'aire œsophagienne sans plonger dans l'œsophage; en outre, cette théorie laisse sans fonctions la gouttière inférieure qui, au contraire, plonge directement dans l'œsophage. Il est donc bien probable qu'au moins une partie de la sécrétion de l'endostyle suit cette voie pour arriver à l'œsophage.

(2) Le développement est sujet lui aussi à des variations très étendues, et nous devons ici

lisées à certaines parties de l'ovaire, n'évoluent pas toutes en produits sexuels. Certaines grossissent beaucoup pour devenir des œufs, tandis que les voisines, restées petites, se disposent autour d'elles en une couche folliculaire (*pr.*). Bientôt, les cellules folliculaires se divisent et donnent des éléments, les *cellules du testa* (**25**, *fig.* 2, *t.*), qui passent entre elles (*pr.*) et l'œuf (*of.*); et une mince pellicule, qu'il ne faudrait pas prendre pour la membrane vitelline, est sécrétée entre le follicule et ces éléments (**22**, *fig.* 4, *m.*). Ces cellules du testa ainsi nommées parce qu'on avait cru qu'elles formaient la tunique, disparaissent peu à peu sans avoir contribué en rien à la formation de l'embryon (1).

Les cellules folliculaires grossissent beaucoup, les cellules du testa forment une rangée régulière de cellules cubiques et l'œuf est pondu en cet état dans le cloaque, puis passe au dehors. Là, il ne tombe pas au fond, mais flotte soutenu par ses cellules folliculaires qui se gonflent beaucoup et souvent forment des sortes de villosités tomenteuses d'un aspect très élégant (**25**, *fig.* 5) (2). C'est alors seulement ou tout au plus dans le cloaque qu'a lieu la fécondation, mais en tout cas sans autofécondation, les spermatozoïdes de l'individu qui a pondu l'œuf n'étant pas mûrs à ce moment.

Segmentation, gastrulation. — La segmentation est totale (**25**, *fig.* 6 et 7), d'abord égale, puis un peu inégale, et aboutit à une blastula dont un hémisphère est formé de cellules petites et claires, l'autre de cellules plus grosses et granuleuses (3). Les grosses cellules s'invaginent dans les petites et voilà la gastrula formée (**25**, *fig.* 8 et 9). Elle est d'abord arrondie et son blastopore correspond à sa partie inférieure. Mais peu à peu elle s'allonge et le blastopore est transporté à la partie inférieure de la face dorsale (**25**, *fig.* 10) (4).

---

encore renoncer à constituer un schéma également applicable à tous les groupes de Tuniciers. Comme pour l'anatomie, nous prendrons pour type une forme supérieure non pélagique; le développement des autres types sera décrit séparément à propos de chacun d'eux.

(1) Leur interprétation a été très laborieuse. Comme elles sont à un certain moment incrustées dans la couche superficielle de l'œuf et que, d'autre part, la mince pellicule qui les sépare du follicule était prise pour la membrane vitelline, on les a longtemps considérées comme vraiment contenues dans l'œuf et destinées à prendre part à la formation de l'embryon. En raison de leur couleur semblable à celles des premières cellules tunicales, on avait pensé (Kovalevsky) qu'elles servaient à former la tunique, d'où leur nom. En réalité, elles sont toujours extérieures à l'œuf, ainsi que vient encore de le confirmer dans un travail récent Matto Floderus [96]. Elles sont entièrement comparables aux éléments dont nous parlerons sous le nom de *calymnocytes* en étudiant les Thaliés.

(2) C'est le cas ordinaire, mais assez souvent (beaucoup de Styélidés, Polyclinidés, Didemnidés) il reste dans le cloaque, s'y développe, et c'est la larve achevée qui en sort.

(3) Le premier plan sépare deux blastomères égaux qui représentent les deux moitiés droite et gauche de l'animal, l'irrégularité se montre dès le stade 4 déterminé cependant par un second plan (méridien?) et, au stade 8 résultant d'un plan équatorial, il y a quatre grosses cellules et quatre petites représentant déjà la blastula, qui n'a qu'à multiplier ses éléments sans modifier leurs caractères relatifs.

(4) On serait tenté de croire que cette gastrula ne doit pas être orientée comme d'ordinaire, le blastopore en bas et le pôle aboral en haut, car il se trouve que plus tard le pôle

UROCHORDIA

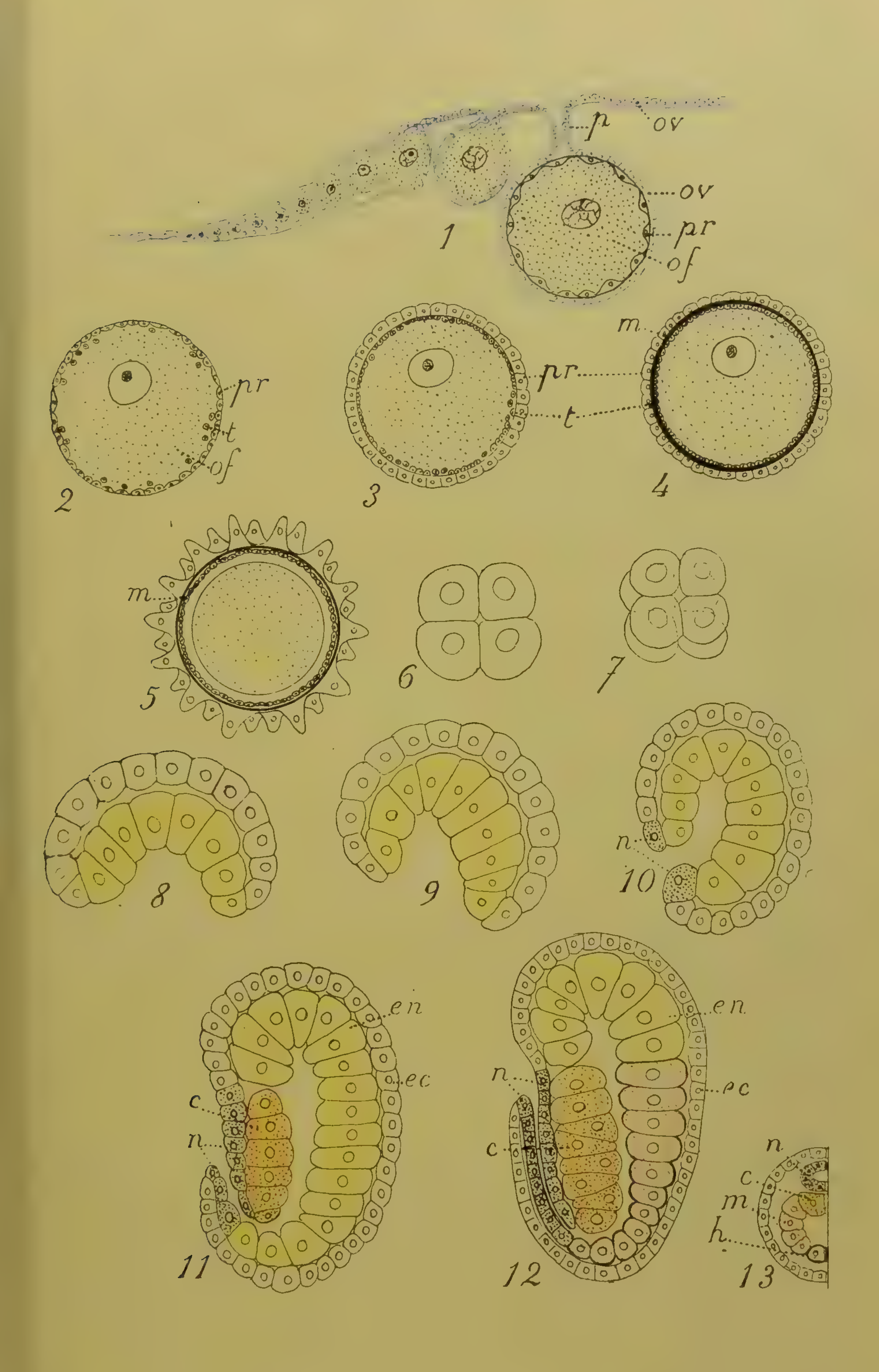
(TYPE MORPHOLOGIQUE)

(*Suite.*)

Développement.

c., corde dorsale;
ec., ectoderme;
en., endoderme;
h., cordon cellulaire ventral du prolongement caudal;
m., (fig. 4 et 5), pellicule intermédiaire;
m., (fig. 13), muscles;
n., système nerveux;
of., œuf;
ov., paroi de l'ovaire;
p., pédicule;
pr., cellules folliculaires;
t., cellules du testa.

Fig. 1. Coupe de la paroi ovarienne montrant la disposition des ovules et la formation de la paroi folliculaire (im. van Beneden et Julin).
Fig. 2 à *4.* Stades successifs montrant la formation du testa et de la pellicule intermédiaire (im. Kovalevsky).
Fig. 5. Œuf montrant des villosités tomenteuses sur sa paroi folliculaire (im. Kupffer).
Fig 6 à *12.* Stades successifs du développement.
Fig. 6. Formation des quatre premières sphères de segmentation par deux plans méridiens (im. Seeliger).
Fig. 7. Division en huit sphères par un plan équatorial (im. Seeliger).
Fig. 8 et *9.* Formation de la gastrula (im. Kovalevsky).
Fig. 10. Apparition du système nerveux (im. Kovalevsky).
Fig. 11 et *12.* Formation du tube nerveux et de la corde dorsale (im. Kovalevsky).
Fig. 13. Coupe transversale au niveau du tube nerveux (Sch.).



p
ov
ov
pr
of
1
pr
t
of
2
pr
3
t
m
4
m
5
6
7
8
9
n
10
en
ec
c
n
11
n
en
ec
c
12
n
c
m
h
13

Apparition des ébauches des organes de l'embryon. — Dès ce moment une observation attentive permet de reconnaître la première ébauche des principaux organes embryonnaires. A la face dorsale, sur une surface circulaire comprenant le blastopore à sa partie inférieure, les cellules ectodermiques montrent une forme plus carrée et des noyaux plus gros : c'est la *plaque nerveuse* (**25**, *fig. 11*, **n.**) d'où se formera le système nerveux; en face d'elle, mais au-dessus du blastopore seulement, se délimite une région de la vésicule endodermique qui représente la première indication de la *corde dorsale* (**c.**); sur les parties latérales du corps, deux bandes cellulaires appartenant aussi à la vésicule endodermique s'individualisent pour former le *mésoderme* et ses dépendances; enfin, ce qui reste de la vésicule endodermique formera la *branchie* d'où naîtra par bourgeonnement le *tube digestif*.

Les organes essentiels de l'animal sont donc déjà indiqués, mais il nous faut voir quelle est l'évolution de chacun d'eux et aussi des parties que nous n'avons pas mentionnées dans cette rapide énumération.

Dès que la plaque nerveuse s'est montrée, on voit autour d'elle se dessiner un bourrelet (**23**, *fig. 2*, **tn.**) formé par un soulèvement de l'ectoderme. Ce bourrelet commence en bas, immédiatement au-dessous du blastopore; c'est en ce point qu'il est le plus élevé. A partir de là, il monte des deux côtés en s'atténuant de plus en plus et, en haut, reste ouvert en fer à cheval. Par accroissement convergent de ses bords, accroissement qui a son maximum d'activité à la partie inférieure et diminue progressivement vers le haut, le bourrelet arrive à recouvrir complètement la plaque nerveuse (**23**, *fig. 3*) et à la transformer en une *vésicule nerveuse* dont il a formé la voûte, tandis que la plaque forme son plancher. C'est, en somme, une sorte d'invagination s'accomplissant par un procédé un peu particulier. La vésicule est à la fin complètement close, sauf en haut où elle s'ouvre au dehors par un petit orifice, le *neuropore* (**23**, *fig. 4*, **np.**), et en bas où le blastopore s'ouvre à son intérieur (**25**, *fig. 11*), établissant une communication directe entre la vésicule nerveuse et la vésicule digestive (*canal neurentérique*) et indirecte entre la vésicule digestive et le dehors par l'intermédiaire de la vésicule nerveuse.

La *corde dorsale* (**25**, *fig. 11, 12, 13*, **c.**) se forme par isolement d'une bande cellulaire endodermique au côté dorsal, au-dessus du blastopore. Cette bande se sépare de l'endoderme qui se reconstitue en avant

---

aboral correspondra à la face ventrale et le blastopore au dos, en sorte que l'axe de l'Ascidie est perpendiculaire à celui de son embryon. Mais ces rapports résultent des progrès d'un accroissement inégal se faisant à la face ventrale beaucoup plus vite qu'au côté dorsal et transportant le blastopore vers le dos, et non pas d'une transformation *in situ* des parties correspondantes de l'embryon; en sorte que l'on doit conserver à la gastrula son orientation normale et que l'on introduit une erreur plutôt qu'on ne la corrige en orientant, comme le font quelques embryologistes, la gastrula le blastopore en arrière dès les premiers stades. Ce blastopore est d'abord inférieur et devient peu à peu dorsal par le progrès du développement.

d'elle et devient ainsi libre entre l'endoderme et la vésicule nerveuse. Cette bande contenant quatre rangées de cellules ne reste pas étalée, mais se ferme sur elle-même (**26**, *fig.* 4, *c.*) en même temps qu'elle se détache de l'endoderme, de manière à constituer un cordon massif.

Le *mésoderme* (**25**, *fig.* 13, 26 et *fig.* 1 à 5, *m.*) se forme d'une manière analogue, avec cette différence que la partie qui se sépare de l'endoderme est plus limitée en hauteur, en sorte qu'après l'isolement, ce qui se trouve avoir pris naissance entre les deux feuillets principaux, ce n'est pas un cordon allongé, mais un massif cellulaire dont les éléments se multiplient rapidement dans tous les sens. Ces deux *plaques mésodermiques* sont situées symétriquement à droite et à gauche (**26**, *fig.* 2, *m.*) (¹).

Apparition de la queue, formation de la larve têtard. — Pendant ce temps l'embryon s'allonge, devient piriforme (**26**, *fig.* 1 et 2), et la portion plus étroite qui forme la partie inférieure de son corps représente déjà la *queue*, organe locomoteur de la larve, destiné à disparaître chez l'adulte, tandis que la partie renflée formera tout le corps de la future Ascidie. Nous allons prendre un à un tous les organes et les suivre jusqu'à leur état final chez la larve prête à éclore, sans tenir compte de l'évolution parallèle des organes voisins, la correspondance des états de développement dans l'ensemble des organes étant suffisamment indiquée par les dessins qui accompagnent le texte.

La *queue* provient de la partie inférieure du corps, qui s'accroît beaucoup plus en longueur que dans les autres sens (**26**, *fig.* 6). Elle se recourbe sous la face ventrale, et remonte même jusqu'à la face dorsale en se déviant un peu dans sa région terminale de manière à passer à droite de la partie supérieure du corps. Elle subit en outre un mouvement de torsion qui détourne vers la gauche son bord dorsal ou nerveux.

Dans la *corde dorsale*, les cellules se disposent d'abord sur trois, puis sur deux, puis une seule file longitudinale, et on les trouve empilées comme des pièces de monnaie occupant l'axe de la queue lorsque celle-ci est encore courte (**26**, *fig.* 2, *c.*). Puis, quand la queue s'allonge, elles s'allongent elles-mêmes sans augmenter de nombre, de manière à

(¹) La corde dorsale et aussi les plaques mésodermiques commencent à s'incurver en dedans avant de se séparer de l'endoderme, en sorte qu'elles se présentent (chez *Clavelina*) pendant un certain temps (fort court) sous l'aspect de vésicules (à cavité à peine indiquée, il faut le dire) en communication avec la cavité endodermique et procédant de celle-ci par refoulement. Van Beneden et Julin veulent voir dans ce fait une représentation fruste, raccourcie, du processus de formation par refoulement des mêmes parties chez *Amphioxus*. La chose peut en effet se soutenir. Pour le mésoderme, elle a pour conséquence de faire considérer la cavité générale comme ayant commencé à se former à la manière d'une entérocœle, mais comme étant devenue un simple schizocœle par le fait que la cavité entérocœlienne, minime dès le début, s'est oblitérée, et que les éléments mésoblastiques, au lieu de résulter de l'accroissement de la vésicule entérocœlienne, se sont formés sans ordre, par multiplication des éléments dissociés et mélangés de la vésicule primitive.

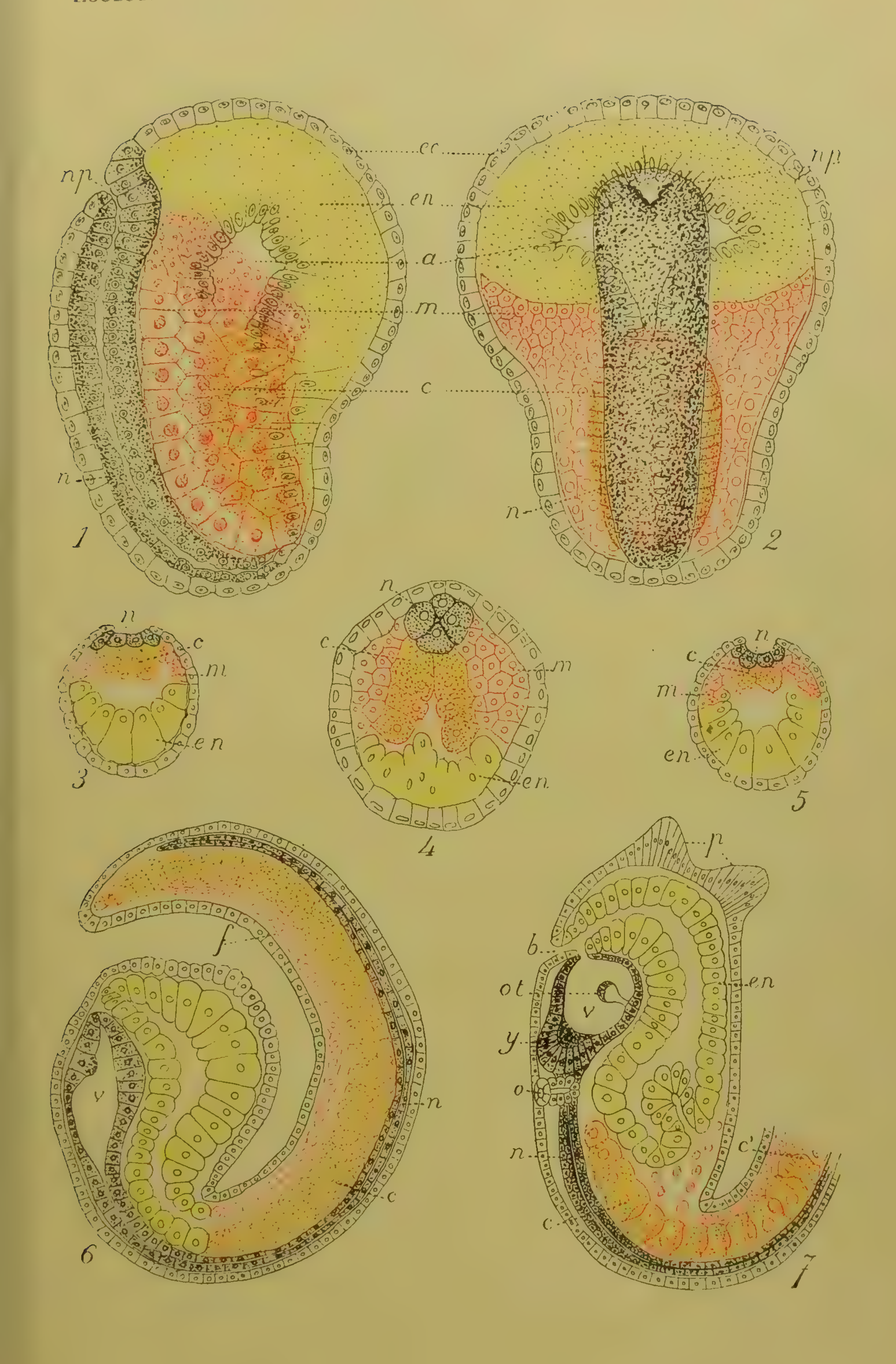
UROCHORDIA

(TYPE MORPHOLOGIQUE)

Développement (*Suite*).

a., cavité archentérique;
b., bouche;
c., corde dorsale;
c'., substance intercellulaire en forme de lentilles;
ec., ectoderme;
en., endoderme;
f., prolongement caudal de l'endoderme;
m., plaques mésodermiques;
n., système nerveux;
np., neuropore;
o., orifice d'invagination du sac péribranchial droit;
ot., otocyste;
p., papilles adhésives;
v., vésicule sensitive;
y., œil.

Fig. 1. Larve vue du côté droit pour montrer la disposition des plaques mésodermiques et du tube nerveux (d'ap. van Beneden et Julin).
Fig. 2. Même larve que dans la figure 1, vue de dos (d'ap. van Beneden et Julin).
Fig. 3. Coupe transversale du corps avant la formation de la gouttière dorsale (Sch.).
Fig. 4. Coupe transversale du corps après la formation du tube nerveux (d'ap. van Beneden et Julin).
Fig. 5. Coupe transversale du corps au moment de la formation de la gouttière dorsale (Sch.).
Fig. 6. Coupe sagittale d'une larve ayant formé la vésicule sensitive et la queue, vue du côté droit (d'ap. Kovalevsky).
Fig. 7. Partie supérieure d'une larve vue du côté droit en coupe optique et présentant des organes sensitifs, la première ébauche du sac péribranchial droit et les papilles adhésives (d'ap. Kovalevsky).


np
ec
en
a
m
c
n
1
2
n
c
m
en
3
4
5
p
f
b
ot
v
y
o
n
c'
c
6
7

régner toujours dans toute la longueur de celle-ci (**26**, *fig.* 6, *c.*). Une substance intercellulaire, sécrétée par elles, apparaît entre leurs faces en contact, sous la forme de lentilles (**26**, *fig.* 7, *c'.*) interposées aux disques cellulaires (*c.*), et l'ensemble offre alors l'aspect d'un rachis à vertèbres amphicœliques avec ses lentilles intervertébrales de gelée notocordale. Enfin, par l'accroissement continuel de la substance intercellulaire, les cellules notocordales sont repoussées à la périphérie, où elles se disposent en une *gaine* autour de la substance centrale amorphe (**27**, *fig. 1*, *c.*).

La *vésicule nerveuse* reste renflée en haut, mais s'allonge vers le bas en un long tube nerveux dont la partie supérieure, celle qui confine à la vésicule, dessine un renflement notable. L'ensemble présente donc trois parties superposées.

La première est la *vésicule sensitive* (**26**, *fig.* 6, *v.*), formée aux dépens de sa partie supérieure. C'est un sac formé d'une simple couche de cellules aplaties; il est incomplètement divisé en deux compartiments latéraux par une cloison née de sa voûte; en haut il est clos, le neuropore s'étant fermé, en bas il communique par son compartiment gauche avec la partie suivante du tube nerveux. En deux points cependant elle donne naissance à une formation particulière : l'une est l'*œil*, l'autre est l'*otocyste*.

L'*œil* (**26**, *fig.* 7, *y.*) occupe la partie inférieure du compartiment droit de la vésicule; il est constitué par un point de la paroi où les cellules sont élevées, prismatiques et disposées en hémisphère creux; la cavité de cet hémisphère communiquerait avec celle de la vésicule si elle n'était comblée par un *cristallin* (**27**, *fig. 1*, *y.*) sécrété par les cellules et formé d'une lentille très épaisse surmontée d'un ménisque; la partie interne des cellules, celle qui confine au cristallin, est chargée de pigment.

L'*otocyste* (*ot.*) est formée par une cellule de la face ventrale de la vésicule qui s'est accrue en massue de manière à continuer à faire partie de la rangée épithéliale par son pied, tandis que la tête renflée fait saillie dans la cavité; à l'intérieur du renflement se forme une grosse otolithe; les cellules pariétales voisines porteraient des soies sensitives qui seraient excitées par le contact de l'otocyste lorsque celle-ci en s'inclinant vient à les rencontrer.

Le second organe dérivé de la vésicule nerveuse primitive est le *ganglion :* c'est une portion renflée du tube nerveux qui fait suite à la vésicule sensitive; il est séparé de celle-ci par un léger étranglement (**26**, *fig.* 7, *n.*). Les parois sont formées d'un épithélium à cellules élevées mais sur une seule couche, sauf à la face ventrale où s'ajoute à cette couche un épais massif de cellules ganglionnaires.

Le *tube nerveux* (**26**, *fig.* 6, *n.*) enfin, le troisième des organes annoncés, se prolonge jusqu'à l'extrémité terminale de la queue sans différenciation histologique quelconque, sous la forme d'un simple tube formé de quatre files de cellules aplaties rangées autour du canal central,

qui se prolonge sans interruption jusqu'à la vésicule sensitive. En bas, ce canal se termine en cul de sac, le *canal neurentérique* s'étant depuis longtemps oblitéré.

La *vésicule endodermique* suit d'abord l'accroissement du corps en longueur et se prolonge jusqu'au bout de la queue. Son prolongement caudal n'est pas un tube, mais une simple bandelette cellulaire, courant au côté ventral de la queue (**26**, *fig. 6, f.*), ce qui devrait compléter le tube du côté dorsal ayant été accaparé par la corde. Cette bandelette se termine en bas au point où était le canal neurentérique oblitéré; en haut, elle perd de bonne heure toute relation avec le reste de la vésicule endodermique qui se trouve ainsi limitée à la portion renflée du corps.

Le *pharynx* résulte directement de la transformation de ce qui reste de la vésicule endodermique primitive, après séparation de la corde, de l'endoderme et de la bandelette endodermique caudale.

L'*endostyle* (**27**, *fig. 1, E.*) et les autres organes dépendant de lui se forment par le processus ordinaire.

L'*anse digestive* (**27**, *fig. 3, es.*) procède du pharynx par bourgeonnement, sous la forme d'un prolongement qui part de son fond à droite, descend, se renfle en estomac, puis remonte à gauche pour s'ouvrir dans la vésicule péribranchiale gauche dont nous verrons bientôt l'origine. La *glande pylorique* et le *foie*, quand il y en a un, se forment par des refoulements de l'épithélium digestif.

Le *péricarde* (**27**, *fig. 1, C.*) se sépare du sac pharyngien sous la forme d'une vésicule, en commun avec l'*appareil épicardique* (**27**, *fig. 1, tc.*); mais il y a sous ce rapport de grandes différences dans les groupes, et nous devons renvoyer aux types morphologiques moins généraux l'étude de ce que l'on sait sur ce point. Le *cœur* se forme par invagination de la paroi péricardique.

Le *mésoderme* se prolonge, lui aussi, dans la queue lorsque celle-ci se dessine, mais sous la forme d'une paire de lames cellulaires simples, tandis que sa partie supérieure forme deux massifs épais. Ces lames cellulaires s'appliquent sur les deux faces de la corde dorsale et s'y transforment en une couche de cellules musculaires allongées, conservant à l'intérieur leur noyau au centre d'un protoplasma non différencié, tandis qu'à leur périphérie se forment des fibrilles pourvues d'une striation transversale (**27**, *fig. 5, mcl.*).

Le reste du mésoderme forme, dans le corps, les tissus intermédiaires aux organes principaux, savoir, la *musculature* et cet abondant *tissu conjonctif* qui remplit les espaces entre les feuillets principaux et entre les organes dérivés d'eux, ne laissant que les lacunes occupées par le sang et les sinus qui constituent les grandes voies de la circulation. Les *globules sanguins* eux-mêmes ne sont autre chose que des cellules de ce mésoderme, ou plutôt de ce mésenchyme, devenues libres.

Les *glandes génitales* sont formées aussi par ces éléments méso-

UROCHORDIA

(TYPE MORPHOLOGIQUE)

Développement (*Suite*).

an., anus;
b., bouche;
C., cœur;
c., corde dorsale;
E., endostyle;
es., estomac;
mcl., muscles;
n., système nerveux dorsal;
o., orifice de la vésicule péribranchiale;
œ., œsophage;
ot., otocyste;
p., papilles adhésives servant à fixer la larve;
pb., vésicule péribranchiale;
r., repli ectodermique;
sc., cordon cellulaire ventral de la queue;
t. c., tube cardiaque;
v., vésicule nerveuse;
y., œil.

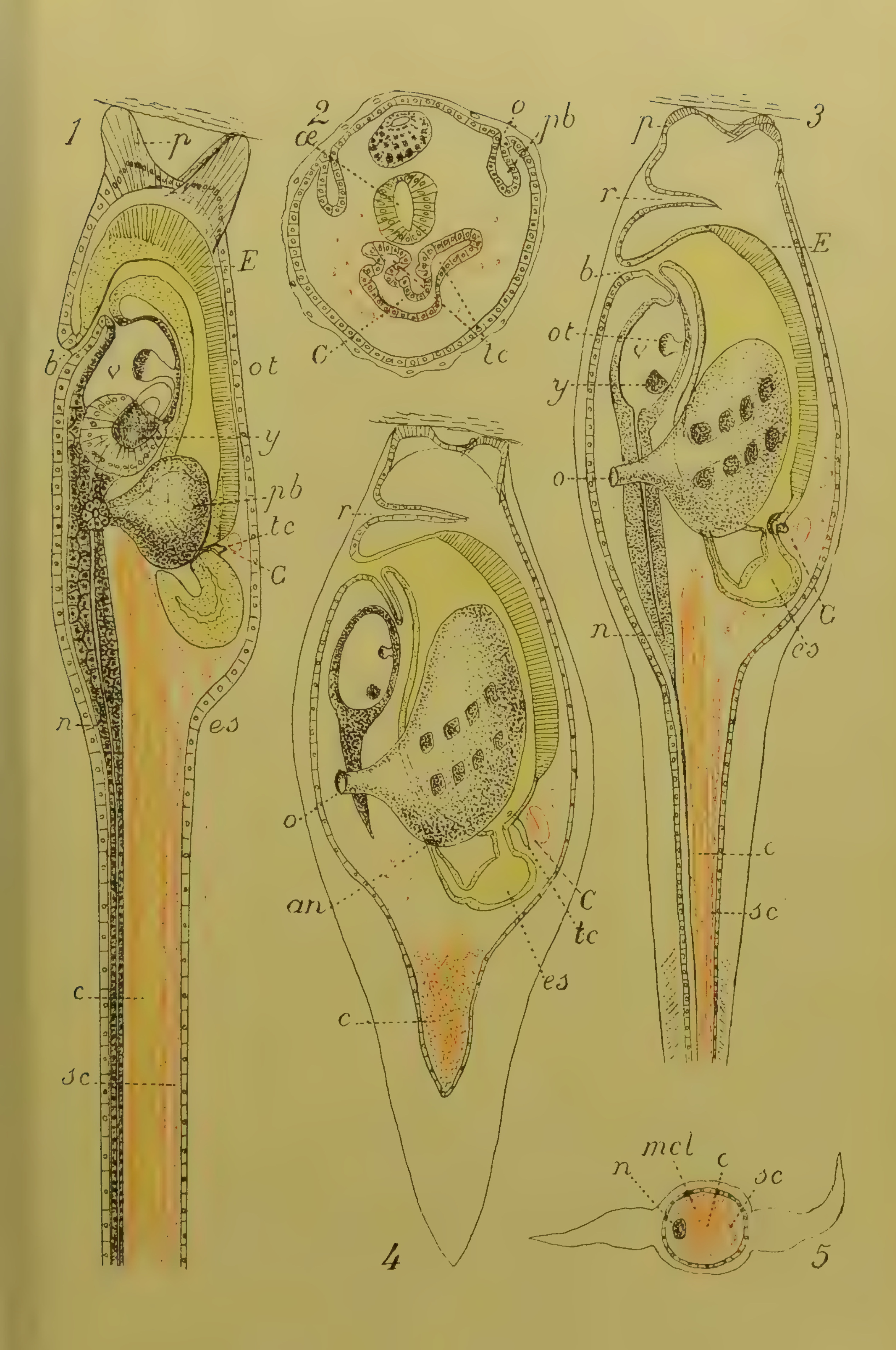
Fig. 1. Larve vue du côté droit après sa fixation par les papilles adhésives (im. Kovalevsky).
(L'extrémité de la queue n'est pas représentée).

Fig. 2. Coupe transversale du corps montrant les invaginations péribranchiales (d'ap. van Beneden et Julin).

Fig. 3. Larve montrant les premières fentes branchiales et dont le neuropore commence à se fermer et la queue à s'atrophier (Sch.).

Fig. 4. Larve à un état plus avancé que dans la figure précédente (Sch.).

Fig. 5. Coupe transversale de la queue montrant les crêtes aliformes dorsale et ventrale (im. Seeliger).


1
p
E
b
v
ot
y
pb
tc
C
n
es
c
sc
2
œ
o
pb
C
tc
3
p
r
E
b
ot
y
o
C
n
es
c
sc
r
o
an
C
tc
es
c
4
mcl
n
c
sc
5

dermiques. Elles apparaissent sous la forme d'une masse syncytiale (Floderus) située dans la région pylorique et rattachée au cloaque par un cordon cellulaire plein, le *gubernaculum*. Elles sont encore à un état tout à fait rudimentaire au moment de l'éclosion.

Les *cellules à concrétion* qui constituent le rein d'accumulation, diffus ou massif, sont aussi d'origine mésodermique.

La *bouche* s'ouvre, peu avant l'éclosion, par une invagination ectodermique superficielle située juste au-dessus du point où était le neuropore, et dont le fond, en rapport avec la vésicule pharyngienne, se perfore (**26**, *fig.* 7, *b.*). La vésicule sensitive s'allonge au contact de l'invagination buccale, se soude à elle et s'ouvre à son intérieur par un petit canal qui plus tard s'en séparera pour former l'*organe vibratile* (**27**, *fig.* *1*, *3* et *4*) (1).

Pendant que ces transformations s'opèrent, on voit apparaître à la face dorsale du corps, symétriquement à droite et à gauche, au niveau du rétrécissement qui sépare la vésicule sensitive du ganglion, deux invaginations ectodermiques symétriques (**26**, *fig.* 7, *o.*, et **27**, *fig.* *2*, *pb.*) qui s'avancent vers la vésicule pharyngienne et s'accolent à elle. Ce sont les deux *vésicules péribranchiales* (**27**, *fig.* *1*, *3* et *4*). Sur la paroi commune s'ouvre une paire de fentes constituant les deux premières *fentes branchiales*. A ce moment, la disposition est très semblable à celle qui persiste toute la vie chez les Appendiculaires. Mais cet état dure peu. Sur la même paroi s'ouvrent successivement, suivant un ordre un peu irrégulier, d'autres fentes, peu nombreuses il est vrai et dont le nombre ne s'accroîtra que plus tard. Ces fentes sont disposées transversalement et représentent chacune, non un tréma, mais une rangée horizontale de trémas, et ceux-ci, les *trémas* vrais, se formeront plus tard par subdivision de la fente continue en fentes verticales parallèles, au moyen de trabécules s'étendant de l'une à l'autre paroi de la fente (**27**, *fig.* *3* et *4* et fig. 122). Les deux vésicules sont à ce moment complètement indépendantes et s'ouvrent isolément au dehors (*o.*). Mais la portion de la face dorsale qui séparait leurs orifices s'enfonce à son tour et la dépression ainsi formée constitue le *cloaque*, communiquant avec le dehors par un orifice médian unique et, au fond, à droite et à gauche, avec les deux vésicules péribranchiales qui, dès lors, ne communiquent plus avec le dehors (**28**, *fig.* *4*, *o.*) que par son intermédiaire (2).

---

(1) D'après Van Beneden et Julin, l'organe vibratile se formerait sans relation avec la vésicule sensitive par un diverticule de la portion ectodermique du pharynx. Cette origine ectodermique permet l'assimilation, admise par ces auteurs, de l'organe vibratile avec l'hypophyse des Vertébrés. Mais nous voyons qu'elle n'est pas démontrée.

(2) D'après Van Beneden et Julin, chez la Claveline, les invaginations ectodermiques paires seraient peu profondes et se mettraient en rapport, non avec le sac pharyngien lui-même, mais avec une paire de vésicules formées par refoulement par le sac pharyngien. Ces deux vésicules se sépareraient complètement du pharynx et, plus tard seulement, les fentes stigmatiques s'ouvriraient sur la paroi commune formée des deux membranes adossées de ces vési-

La larve est maintenant prête à éclore. Il se forme cependant, en outre, avant l'éclosion, des saillies ectodermiques situées en avant de la bouche et formées de hautes cellules glandulaires. Ce sont les *papilles adhésives* (**27**, *fig. 1*, *p.*). Il y en a tantôt trois, deux latéro-ventrales et une médio-dorsale, tantôt un beaucoup plus grand nombre.

Larve libre. — L'éclosion a lieu par rupture des enveloppes de l'œuf, et la larve déployant sa queue se lance à la nage sous une forme qui rappelle le têtard de Grenouille dont on lui a donné le nom.

Elle est protégée contre l'action directe de l'eau de mer par une mince cuticule qui représente la future tunique, montrant déjà les réactions de la tunicine, bien qu'elle ne soit encore qu'une pellicule cuticulaire. Sur la queue cependant, la tunique forme deux crêtes aliformes dorsale et ventrale disposées comme la membrane caudale d'un têtard ou d'une Anguille et jouant le même rôle dans la locomotion (**27**, *fig. 5*).

La vie libre est de courte durée (quelques heures). Guidée par ses organes sensitifs qui lui permettent de choisir un lieu de fixation dans quelque retraite abritée de la lumière et des vagues, elle se fixe par ses papilles adhésives au moyen de la sécrétion glutineuse de ces organes et perd sa queue pour se transformer par une série de modifications régressives en l'Ascidie, si différente d'elle, au moins par la forme et l'aspect.

Modifications régressives. Formation de l'adulte. — Aussitôt après la fixation (**27**, *fig. 1*) commencent les transformations qui vont donner naissance à l'Ascidie et qui consistent essentiellement en une régression des organes larvaires qu'elle ne doit pas conserver (principalement la queue et la vésicule sensitive), en un perfectionnement des autres organes (en particulier la tunique, la branchie et l'appareil génital), et enfin dans une modification de son orientation par rotation et accroissement inégal.

Les *papilles adhésives* (*p.*), aussitôt après avoir fourni la substance collante, s'atrophient et disparaissent. La *tunique* commence à s'épaissir et pendant longtemps continue à s'accroître en épaisseur; en outre, elle se perfore aux orifices devant lesquels elle passait d'abord ininterrompue, et plonge dans les siphons pour former la tunique réfléchie; enfin, des cellules mésodermiques émigrent dans son épaisseur. La *queue* entre immédiatement en régression : elle se détache de sa gaine tunicale et

---

cules et du pharynx. Il en résulterait que les vésicules péribranchiales seraient, en majeure partie, endodermiques, que les invaginations ectodermiques ne formeraient que le cloaque et leur partie la plus dorsale, et que les vrais orifices homologues des tubes respirateurs des Appendiculaires seraient ceux qui font communiquer la portion endodermique des deux vésicules avec leur portion ectodermique et avec le cloaque. Ce mode de formation et les interprétations qui en découlent sont peut-être vrais pour les Clavelines et quelques autres, mais, en présence d'observations contradictoires, on ne saurait les étendre sans imprudence à l'ensemble des Ascidies, surtout en présence de ce fait que l'organogénèse est plus variable dans ce groupe que dans tout autre.

se rétracte (27, *fig. 4*); ses éléments intérieurs, corde, bandelette endodermique, muscles, tube nerveux, se désagrègent, s'histolysent et passent dans la cavité du corps (28, *fig. 1* à *4*, c.) où ils sont détruits par les éléments mésodermiques libres jouant le rôle de phagocytes; son ectoderme devenu trop grand pour le contenu s'invagine et forme une vésicule intérieure qui subit le sort des éléments internes de la queue; enfin, son fourreau tunical se rétracte dans le reste de la tunique ou se détache.

Dans la branchie, le nombre des fentes stigmatiques et des trémas s'accroît, mais sans ordre et par le processus indiqué. Les espaces transversaux interposés aux fentes se creusent de canaux sanguins qui deviennent les *sinus transversaux;* entre les trémas verticaux, des canalicules en rapport avec ces sinus font circuler le sang dans la membrane branchiale, mais ce ne sont pas là les sinus longitudinaux qui se forment secondairement (fig. 122) par des papilles qui poussent sur les sinus transversaux, se portent en dedans, puis se bifurquent en deux branches ascendante et descendante qui, s'anastomosant avec les branches semblables situées au-dessus ou au-dessous, donnent naissance à des canaux continus : cela explique que ces sinus soient toujours en dedans des transversaux. L'organe vibratile définitif prend ses connexions définitives comme il a été dit page 151, donne naissance à la glande prénervienne avec laquelle il reste en rapport pour former son canal excréteur et, par un foisonnement des cellules de sa paroi, au ganglion nerveux qui, au contraire, se sépare de lui.

Les *organes génitaux*, que nous avons laissés sous la forme d'une vésicule rattachée au cloaque par un gubernaculum cellulaire plein, se développent de la manière suivante. La vésicule se pince transversalement et ainsi sépare d'elle une seconde vésicule plus petite située en dehors et qui formera le testicule, tandis qu'elle-même deviendra l'ovaire. Le testicule s'ouvre à ce moment dans le col de l'ovaire d'où part le gubernaculum qui rattache le tout au cloaque. En se raccourcissant, ce gubernaculum étire ce col et le met en rapport avec le cloaque. Il disparaît alors sans avoir rien formé, mais après avoir conduit au cloaque le col des deux vésicules qui maintenant y débouche par deux orifices distincts. Le testicule et son canal se dégagent peu à peu complètement de l'ovaire, et les dispositions histologiques définitives s'établissent peu à peu.

Si les choses restaient dans cet état, l'Ascidie serait fixée au support par un point de sa face ventrale correspondant à peu près à la partie supérieure de l'endostyle. Mais le court espace (28, *fig. 1*, r.) situé entre le point de fixation et la base du siphon buccal s'accroît énormément en longueur et il en résulte un mouvement de rotation de l'Ascidie autour de son axe transversal (28, *fig. 2*, *3* et *4*), qui entraîne la bouche à peu près à l'opposé du point de fixation (p.). Parfois, cet accroissement se produit d'avance sous la forme d'une profonde duplicature qui, en se dé-

ployant, permet à ce mouvement de rotation de s'accomplir en un temps beaucoup plus court ([1]).

La classe des Tuniciers se divise en trois sous-classes ([2]) :

Appendiculariæ, formes inférieures, pélagiques, à caractères larvaires, conservant toute la vie une queue munie d'une corde dorsale; n'ayant ni cavité péribranchiale, ni cloaque, ni trémas, la branchie communiquant directement avec le dehors par une paire de tubes expirateurs; anus ventral, débouchant directement au dehors; vivant dans une capsule creuse formée par la tunique détachée de l'épiderme ([3]);

Thaliæ, formes libres, pélagiques, à axe morphologique peu ou point incurvé, les orifices buccal et cloacal étant aux deux extrémités du corps; à branchie réduite à une bandelette ou à une cloison tendue entre le cloaque et le pharynx; sans cavité péribranchiale; se reproduisant par une alternance compliquée de génération sexuelle et de générations blastogénétiques, l'oozoïte et les blastozoïtes présentant des caractères anatomiques différents;

Ascidiæ, formes fixées et à axe morphologique incurvé (à la seule exception du groupe des Pyrosomes); pourvues d'une branchie sacciforme avec cavité péribranchiale, conformes au type morphologique général décrit dans les pages précédentes; se reproduisant avec ou sans alternance de générations agames, le blastozoïte, quand il existe, ne différant de l'oozoïte (sauf encore dans le cas des Pyrosomes) par aucun caractère anatomique essentiel.

---

(1) Dans certains cas, au contraire, cet accroissement n'a pas lieu et l'animal reste fixé par un point de la face ventrale situé tout à l'extrémité supérieure, non loin de la bouche, par exemple, chez *Boltenia*, chez *Fungulus*, chez *Culeolus*.

(2) Bronn, dans la première édition du *Bronn's Thier-Reich*, divisait les Tuniciers en Ascidies nageantes, *Nectascidia* (Νήχομαι, nager; νήκτης nageur), comprenant nos *Appendiculariæ*, nos *Thaliæ*, plus le genre *Pyrosoma*, et Ascidies fixées ou *Chthonascidia* (χθών, terre, sol; χθόνιος, qui tient au sol), comprenant toutes les autres.

(3) Cette sous-classe est si différente des deux autres qu'elle mériterait de leur être opposée. On devrait distinguer deux sous-classes, les *Perennichordiæ* (Appendiculaires) et les *Caducichordiæ* (Thalies et Ascidies). Mais cela entraînerait quelque confusion en multipliant le nombre des subdivisions de la classe et obligeant à créer un terme nouveau entre la sous-classe et l'ordre.

1[re] Sous-Classe

APPENDICULAIRES. — *APPENDICULARIÆ*

[*Appendiculariadæ* (Bronn); — *Copelata* (Häckel); *Perennichordata* (Balfour); — *Urochorda larvalia* (R. Lankester); *Atremata archipneusta* (Lahille); — *Larvacea* (Herdman) (1)]

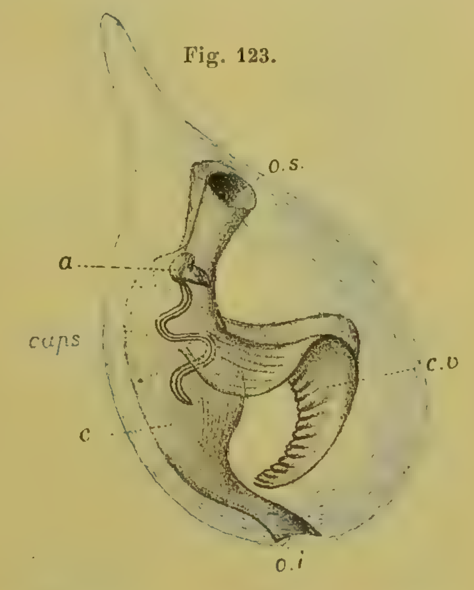
TYPE MORPHOLOGIQUE

(FIG. 123 A 132)

Nous prendrons pour type une forme réelle, le genre *Oikopleura*. L'animal est fort différent de notre type morphologique de Tunicier et doit être décrit en lui-même.

Anatomie.

Extérieur et organisation générale. — L'être se présente sous l'aspect d'un globule gélatineux transparent de la grosseur d'une petite cerise (fig. 123). Mais ce n'est là qu'une capsule qui lui sert de logette et qui est creusée d'une cavité pour le contenir. Cette cavité s'ouvre largement au dehors pour permettre l'entrée et la sortie de l'eau; elle est en outre beaucoup plus spacieuse que son habitant (*a.*), qui peut s'y mouvoir à l'aise et n'est ni rattaché à sa capsule (*caps.*), ni même en contact avec elle.



Appendiculaire en position naturelle dans sa capsule (im. Fol).

a., l'animal; **c.**, cavité de la capsule; **caps.** capsule; **c. v.**, chambres latérales; **o. i.**, orifice inférieur; **o. s.**, un des orifices supérieurs.

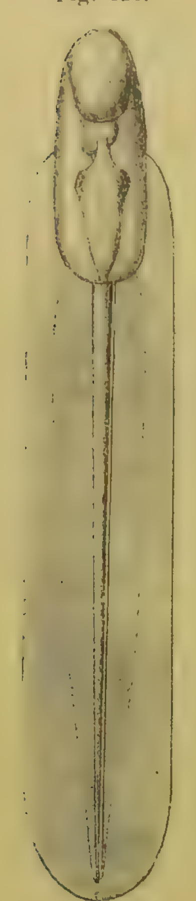
(1) Nous ne tenons pas compte des variantes de ces dénominations telles que : *Appendiculariæ* (Gegenbaur, 1878), *Appendiculariidæ* (Herdman, 1891), *Copelatæ* (Claus, 1882).

Ces noms, comme toujours, sont empruntés à quelque caractère saillant qu'ils ont l'avantage de rappeler : Appendiculaire fait allusion à l'appendice caudal; *Copelata* au mode de locomotion de l'animal qui bondit sous l'action de sa queue agissant à la manière d'une rame (χωπή, rame; ἥλατο, 3e pers. sing. d'ἡλάμην, aoriste 1er de ἅλλομαι, bondir), *Perennichordata*, au fait que la corde dorsale persiste chez l'adulte; *Atremata*, à l'absence de vrais trémas branchiaux; *Archipneusta*, à la condition primitive de l'appareil respiratoire; *Larvacea, Larvalia*, à la structure larvaire de ces animaux.

Balfour oppose aux *Perennichordata* les *Caducichordata*, comprenant tous les autres Tuniciers qu'il divise en *simplicia* (Ascidies simples), *composita* (Ascidies composées) et *conserta* (Salpes et Doliolum). Gegenbaur appelle *Acopa*, c'est-à-dire dépourvus de rame, les Caducicordes de Balfour.

L'animal lui-même (fig. 124, 125 et 126) se compose de deux parties, un corps et une queue. Le *corps*, de forme vaguement ovoïde, un peu rétréci en arrière, aplati en avant, mesure environ 3 millimètres dans sa plus grande longueur. Au sommet tronqué est percée la bouche, la base globuleuse correspond à la région génitale et, lorsque l'animal est mûr, on y trouve, au sommet d'une protubérance saillante du côté dorsal, un petit pore qui est l'orifice sexuel mâle. Sur le bord dorsal et les faces latérales, il n'y a rien de particulier; sur la face ventrale on trouve, de haut en bas : sur la ligne médiane, vers le milieu de la hauteur, un petit orifice, l'*anus;* à droite et à gauche, un peu au-dessous de ce dernier, deux larges ouvertures symétriques, les *orifices expirateurs* ou *spiracules;* enfin plus bas, mais assez haut cependant au-dessus de l'extrémité inférieure, se trouve l'insertion de la *queue.*

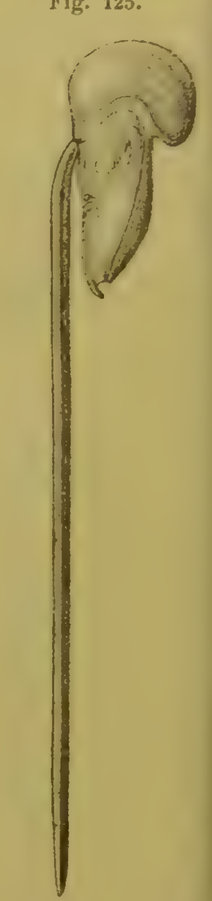
Fig. 124.



Appendiculaire en position naturelle vu de face (Sch.).

A l'intérieur, la disposition très simple des viscères permet de distinguer dans le corps trois régions : une région pharyngienne en haut, une région génitale en bas et une région digestive au milieu. Le *pharynx*, qui sert en même temps de *branchie*, est une vaste cavité qui commence en haut à la *bouche* et se termine en bas à l'*œsophage;* il communique en avant avec le dehors par les deux pores expirateurs. Bien qu'il serve de *branchie* comme chez les autres Tuniciers, il ne possède pas d'autres ouvertures; il n'y a ni *trémas* ni *cavité péribranchiale.* Le *tube digestif* est formé d'un vaste estomac, d'un œsophage qui le relie au pharynx, et d'un intestin qui remonte vers l'anus. La masse génitale est formée d'un ovaire compris entre deux testicules qui s'ouvrent au pore génital. Le pore génital et l'anus s'ouvrent directement au dehors, sans relations spéciales avec les tubes expirateurs; il n'y a pas de *cloaque.*

Fig. 125.



Appendiculaire en position naturelle vu de profil (Sch.).

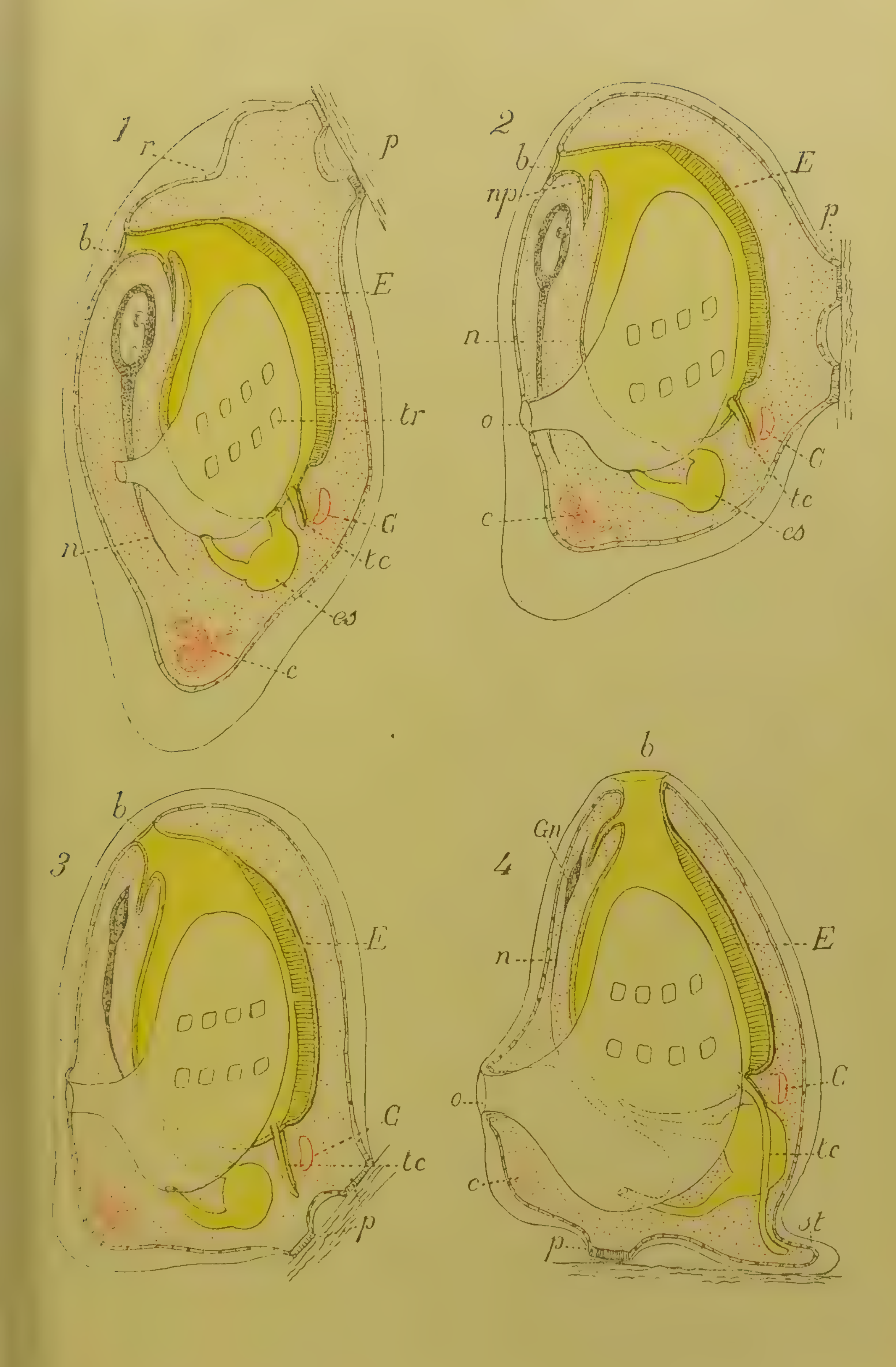
La *queue* est un appendice considérable, environ trois fois plus long que le corps, assez large et très mince comme une feuille longuement lancéolée et très souple Elle n'est pas pendante sur le prolongement du corps, mais au contraire relevée le long de la face ventrale, de manière à former avec le corps un angle de 45° environ, de sorte que si l'animal se tenait dans la position normale, sa queue remonterait loin au-dessus de sa bouche. Mais il se tient dans sa capsule

RHIZOTIDA

GENRE *ATROCHUS*

b., bouche;
C., cerveau;
c. exc., canal excréteur:
cl., partie inférieure du cloaque;
cour., couronne;
est., estomac;
emb., embryon dans l'oviducte;
gl., glande salivaire;
gl. gs., glande gastrique;
int., intestin;
jb., jabot:
l. d., lobe dorsal médian de la couronne;
l. d. g., lobe dorsal gauche;
l. d. d., lobe dorsal droit;
l. v., lobe ventral droit;
mast., mastax;
mcl. c., muscles circulaires;
mcl. r., muscle rétracteur;
n. a., nerf dorsal;
n. tt. d., nerf tentaculaire dorsal;
o. cl., ouverture du cloaque;
ovd., oviducte;
r. mcl., réseau musculaire;
tt. d., tentacules dorsaux;
tt. v., tentacules ventraux;
v. exc., vésicule excrétrice.

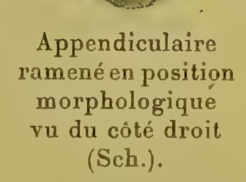
Fig. 1. L'animal vu de dos (d'ap. Vierzejski).
Fig. 2. Coupe sagittale (Sch.).
Fig. 3. Couronne buccale vue de dessus (d'ap. Vierzejski).


1
r
p
b
E
tr
G
n
tc
es
c
2
b
np
E
p
n
o
C
tc
c
es
b
3
E
C
tc
p
4
Gn
n
E
C
o
tc
c
st
p

presque la tête en bas (fig. 124 et 125) : la queue est verticalement descendante et le corps est oblique, la bouche en bas et en avant, la région génitale en arrière et en haut. La queue tourne l'une de ses faces planes vers la face ventrale du corps, l'autre vers le dehors; ses bords minces sont donc latéraux. Mais nous montrerons que c'est là une position anormale due à un contournement de l'organe qui a tourné de 90° autour de son axe. En réalité, le bord situé à gauche représente le côté dorsal, celui de droite le côté ventral, et les faces, d'ailleurs semblables entre elles, devraient être droite et gauche.

Pour étudier l'animal, nous le ramènerons à la position morphologique (fig. 126), plaçant le corps la bouche en haut, la face ventrale en avant, ramenant la queue en bas autant que possible sur le prolongement du corps, et la faisant tourner de 90° autour de son axe longitudinal de manière à placer les faces aplaties à droite et à gauche, le bord gauche en arrière et le bord droit en avant.

Fig. 126.



Appendiculaire ramené en position morphologique vu du côté droit (Sch.).

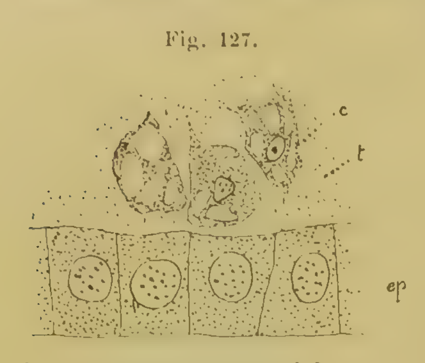
Capsule. — La capsule a la forme d'une poire à grosse extrémité inférieure (fig. 123, *caps.*). La cavité (*c.*) occupée par l'animal a la forme d'un canal en Y. La branche inférieure de l'Y s'ouvre en bas à l'ombilic de la poire (*o. i.*); les deux branches supérieures s'ouvrent en haut, à droite et à gauche de la base de la portion rétrécie (*o. s.*). Vers le milieu, se trouvent deux chambres (*c. v.*) assez vastes, symétriques, disposées comme des diverticules du canal central, s'ouvrant à droite et à gauche dans ce canal, mais non au dehors. Elle est transparente et à peu près anhiste. On y trouve cependant quelques rares cellules émigrées, plus ou moins dégénérées, et, autour des orifices et des deux chambres latérales, quelques fibrilles destinées sans doute à augmenter sa rigidité. Elle correspond exactement à la tunique des autres Tuniciers dont elle se distingue par ce caractère, qui ne se retrouvera nulle part ailleurs, qu'elle est séparée par un large espace du corps de l'animal [1]. Sa composition chimique n'a pas été déterminée. On sait seulement qu'elle n'est pas cellulosique.

Son mode de formation est tout à fait caractéristique. Elle est au début constituée par une sécrétion cuticulaire qui se forme sur l'épiderme de l'animal, mais à certaines places seulement, en particulier à

(1) Chez *Appendicularia albicans*, elle reste collée au corps, comme chez les autres Tuniciers; chez *Kovalevskya*, elle lui est adhérente au niveau du tronc.

la partie supérieure de la face ventrale ([1]). De là, cette sécrétion s'étend sur tout le corps. A ce moment, elle est entièrement comparable à la tunique de notre type morphologique; comme chez lui, des cellules très probablement mésodermiques, bien que cette origine n'ait pas été ici vérifiée, émigrent dans sa substance (fig. 127, *c.*). Mais, après sa formation, cette cuticule se sépare du corps et, se déployant, devient la capsule ci-dessus décrite. Les quelques cellules qui y avaient émigré y restent et y dégénèrent.

Fig. 127.



Coupe à travers la paroi du corps d'*Oikopleura cophocerca* (d'ap. Seeliger).

c., cellules émigrées dans la couche gélatineuse; **ep.**, épithélium; **t.**, couche gélatineuse.

Paroi du corps. — La paroi du corps est mince, réduite à un simple épiderme, sans derme ni musculature ([2]). Cet épiderme est formé de cellules prismatiques non ciliées, il est en général fort mince, surtout sur la région génitale; mais sur la face ventrale, dans la région particulièrement chargée de la sécrétion de la capsule cuticulaire, il est épais, étant formé de cellules spéciales prismatiques élevées, appelées les *oikoplastes*. Au-dessous de la bouche, du côté ventral, il forme deux épaississements glandulaires notables qui font saillie dans la cavité pharyngienne, mais appartiennent morphologiquement à l'épiderme ([3]).

Appareils respiratoire et digestif. — Ces deux appareils sont inséparables, puisque c'est le pharynx qui sert de branchie.

La *bouche* est terminale supérieure; elle a la forme d'un large orifice ovalaire immobile, toujours béant. Elle est protégée par une haute lèvre ventrale qui porte à son bord libre une rangée de grandes cellules munies chacune d'un gros cirre mobile. Quelques cirres semblables se trouvent un peu plus bas dans la bouche du côté dorsal.

Le *pharynx* est une vaste cavité, plus large au fond qu'à l'entrée. Sur la coupe, sa forme est celle d'un triangle à sommet dorsal (fig. 128); à la face ventrale, elle forme de chaque côté une sorte de rigole qui conduit directement aux orifices expirateurs. Au sommet de cette face est l'*endostyle*, en forme de gouttière verticale, profonde mais assez courte. Il est constitué par quelques rangées de grosses cellules glandulaires formant les bords de la gouttière, auxquelles parfois peuvent s'adjoindre, à la partie supérieure, quelques cellules ciliées ([4]). De son extré-

---

([1]) Cette partie sécrétante de l'épiderme est diversement disposée suivant les genres et les espèces. Chez *Fritillaria*, elle est en fer à cheval. Ailleurs elle s'étend jusque sur le dos.

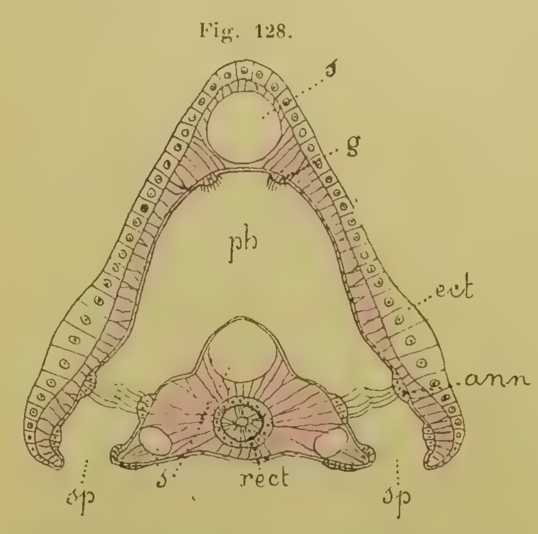
([2]) Cependant, chez une forme géante des grands fonds (*Megalocercus*), Chun a trouvé une musculature plus ou moins semblable à celle des Salpes.

([3]) Ce sont les *glandes polycellulaires* de Fol, que ce savant attribuait au pharynx. Elles ne sont constantes ni dans tous les genres ni dans toutes les espèces.

([4]) On voit par là que l'endostyle a ici une constitution passablement rudimentaire. Sou-

mité supérieure part, à droite et à gauche, un *arc vibratile* (*g.*) qui descend sur les côtés du pharynx et va se joindre à son congénère du côté dorsal, à l'entrée de l'œsophage. Ces arcs sont formés de cils très actifs portés par une ou plusieurs files de cellules. Ces arcs sont les représentants de ceux qui, dans le type normal, forment la lèvre inférieure de la gouttière péricoronale et se rejoignent au côté dorsal de la bouche, au point où prend naissance la crête dorsale. Ici, les deux arcs ne se rejoignent qu'à l'œsophage et la crête n'existe pas. De l'extrémité inférieure de l'endostyle part une *bande ciliée ventrale* représentant la *gouttière ventrale* du type normal. Elle va, comme celle-ci, de l'endostyle à l'œsophage; mais elle est ici très longue parce que l'endostyle est très court. Elle est portée aussi par plusieurs rangées de cellules. Le reste de la surface du pharynx n'est pas cilié.

Fig. 128.



Coupe transversale au niveau des orifices expirateurs (im. Seeliger).

ann., anneau cilié de l'orifice expirateur; **ect.**, ectoderme; **g.**, arcs ciliés; **ph.**, pharynx; **rect.**, rectum; **s.**, sinus sanguins; **sp.**, orifice expirateur.

A la partie inférieure de la face ventrale, sur les côtés, aux points où aboutissent les deux rigoles latérales se trouvent les deux *tubes expirateurs* (*sp.*). Ceux-ci sont formés chacun d'un canal cylindrique, court et large, qui se porte horizontalement en dehors et va s'ouvrir au pore expirateur correspondant. Au milieu de leur longueur ils sont pourvus d'un *anneau ciliaire* formé de cils très longs, très puissants, très actifs, qui sont les seuls agents de la circulation de l'eau dans le pharynx. Ces tubes expirateurs ont exactement les mêmes connexions que les deux premiers stigmates de la larve de notre type morphologique, au stade où, le cloaque n'étant pas formé, les deux invaginations péribranchiales communiquent directement avec le dehors par deux orifices distincts : ainsi, l'Appendiculaire représente une larve arrêtée à ce stade du développement.

L'*œsophage* (fig. 129, *œ.*) est un simple canal, large et très fortement cilié, qui va en descendant de la partie inféro-dorsale du pharynx à l'estomac.

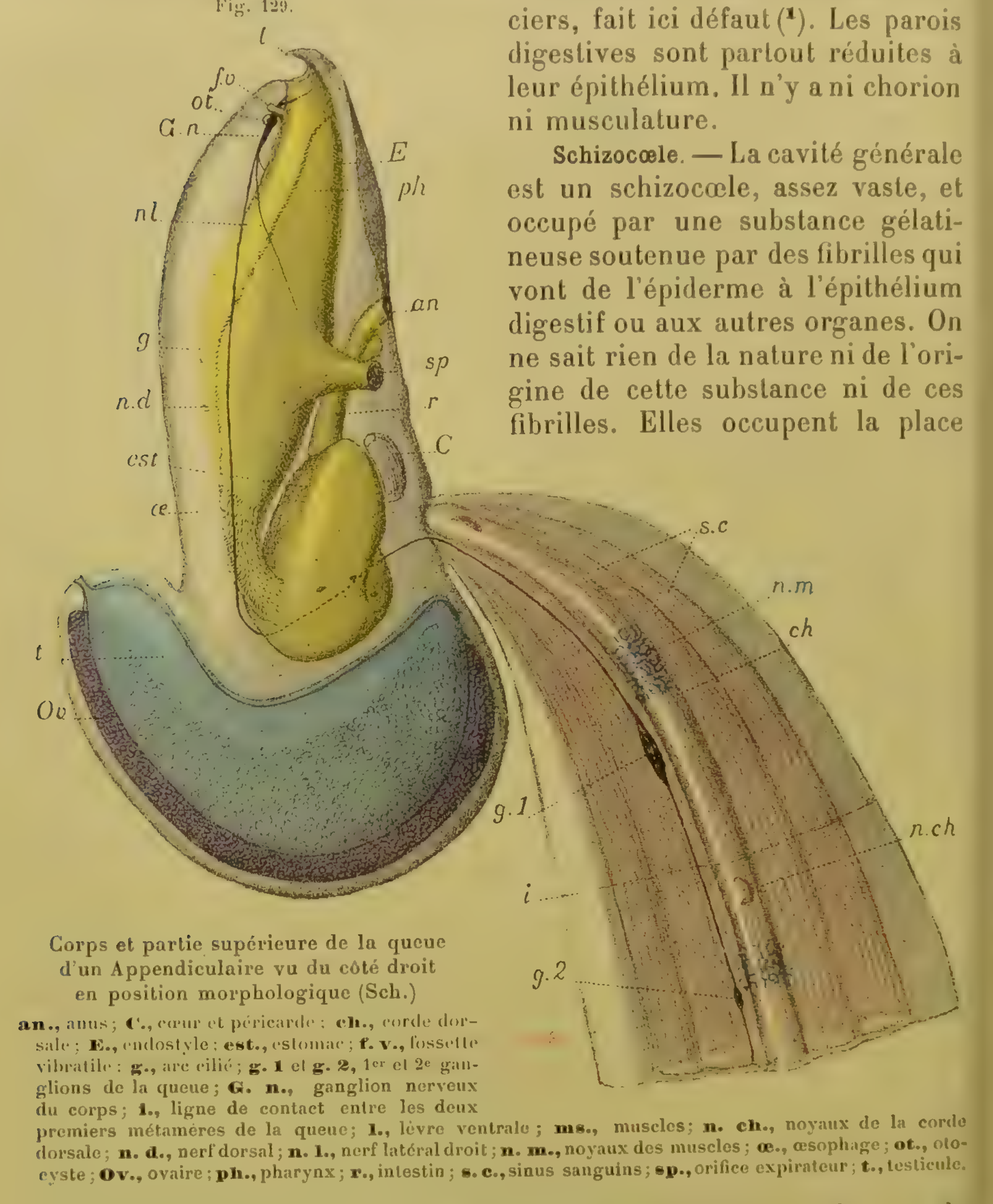
L'*estomac* (*est.*) est une large poche sous-jacente au pharynx, largement bilobée en deux *sacs*, l'un gauche qui reçoit l'œsophage, l'autre droit qui émet l'intestin ; il est cilié, mais peut-être pas partout.

vent il n'a pas de cils; il ne présente pas cette alternance de régions diverses que l'on trouve communément sur les coupes de cet organe. Souvent, vers la fin de la vie, il s'atrophie et disparaît. Chez *Kovalevskya*, il est tout à fait absent et remplacé physiologiquement par une formation que nous décrirons en parlant de ce genre.

L'*intestin* part de l'estomac, passe, en suivant un trajet obliquement ascendant (*r.*), entre les deux tubes expirateurs et va s'ouvrir à l'anus (*an.*). Il est cilié. Il n'y a point de glandes annexes. La *glande pylorique*, si constante chez tous les autres Tuniciers, fait ici défaut (1). Les parois digestives sont partout réduites à leur épithélium. Il n'y a ni chorion ni musculature.

Schizocœle. — La cavité générale est un schizocœle, assez vaste, et occupé par une substance gélatineuse soutenue par des fibrilles qui vont de l'épiderme à l'épithélium digestif ou aux autres organes. On ne sait rien de la nature ni de l'origine de cette substance ni de ces fibrilles. Elles occupent la place d'un mésoderme absent et sont sans doute une production de l'un ou de l'autre feuillet. Cette substance est parcourue par de larges canaux lacunaires, non tapissés d'endothélium, où circule le sang.

Fig. 129.



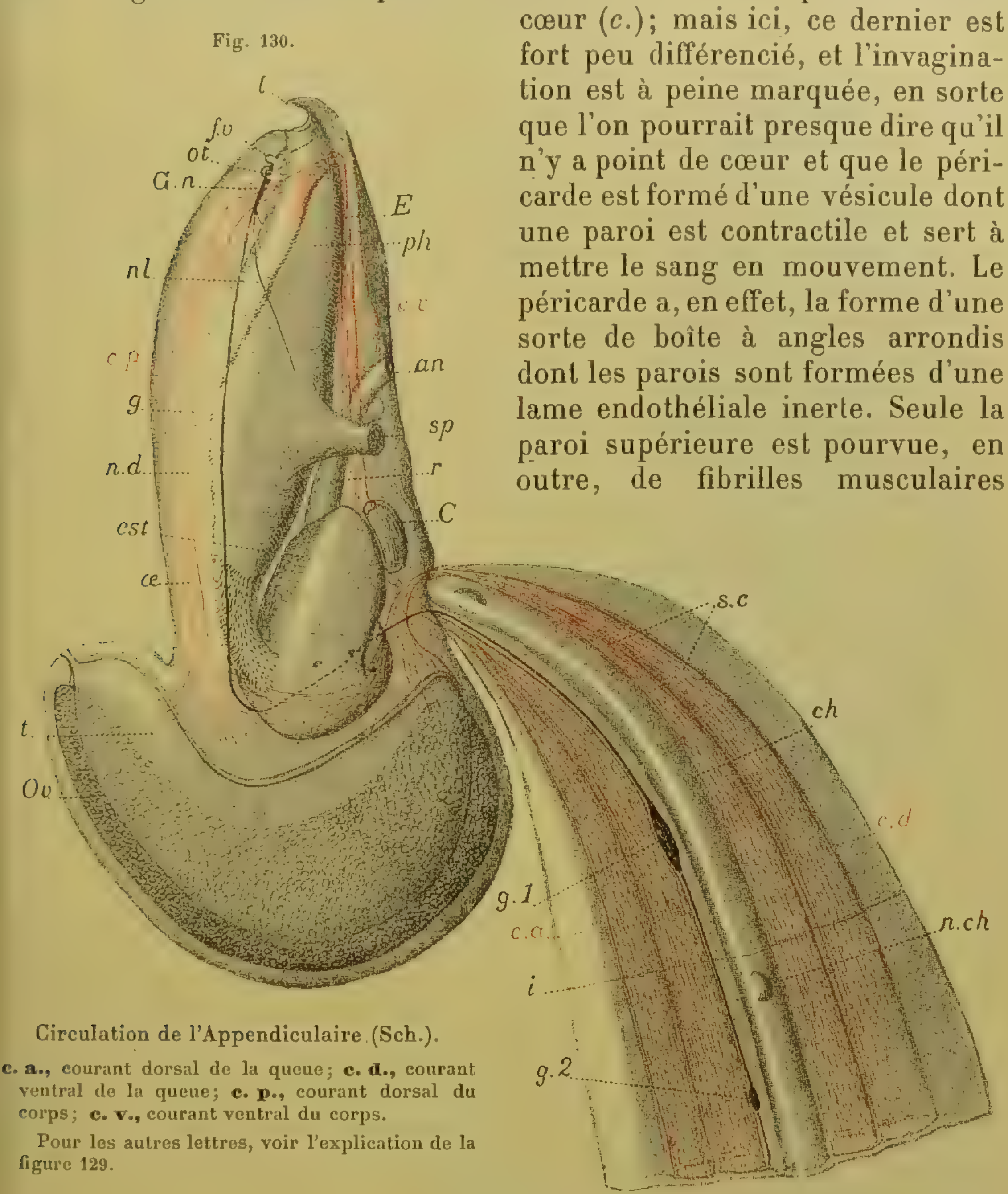
Corps et partie supérieure de la queue d'un Appendiculaire vu du côté droit en position morphologique (Sch.)

an., anus; **C.**, cœur et péricarde; **ch.**, corde dorsale; **E.**, endostyle; **est.**, estomac; **f. v.**, fossette vibratile; **g.**, arc cilié; **g. 1** et **g. 2**, 1er et 2e ganglions de la queue; **G. n.**, ganglion nerveux du corps; **i.**, ligne de contact entre les deux premiers métamères de la queue; **l.**, lèvre ventrale; **ms.**, muscles; **n. ch.**, noyaux de la corde dorsale; **n. d.**, nerf dorsal; **n. l.**, nerf latéral droit; **n. m.**, noyaux des muscles; **œ.**, œsophage; **ot.**, otocyste; **Ov.**, ovaire; **ph.**, pharynx; **r.**, intestin; **s. c.**, sinus sanguins; **sp.**, orifice expirateur; **t.**, testicule.

(1) Chez les Appendiculaires des grands fonds (*Stegosoma* et *Megalocercus*), Chun a trouvé un *foie* formé par un diverticule de l'estomac.

Appareil circulatoire (fig. 130). — Extrêmement rudimentaire, il est réduit à l'organe central de propulsion et aux lacunes de la cavité générale. L'organe central comprend, comme d'ordinaire, le péricarde et le cœur (*c.*); mais ici, ce dernier est fort peu différencié, et l'invagination est à peine marquée, en sorte que l'on pourrait presque dire qu'il n'y a point de cœur et que le péricarde est formé d'une vésicule dont une paroi est contractile et sert à mettre le sang en mouvement. Le péricarde a, en effet, la forme d'une sorte de boîte à angles arrondis dont les parois sont formées d'une lame endothéliale inerte. Seule la paroi supérieure est pourvue, en outre, de fibrilles musculaires

Fig. 130.



Circulation de l'Appendiculaire (Sch.).

c. a., courant dorsal de la queue; **c. d.**, courant ventral de la queue; **c. p.**, courant dorsal du corps; **c. v.**, courant ventral du corps.

Pour les autres lettres, voir l'explication de la figure 129.

striées, produites par les cellules endothéliales sous-jacentes. Ces dernières sont tournées vers la cavité péricardique et les fibres vers la cavité générale. Cette paroi est donc contractile et, comme elle est un peu infléchie en dedans, en se contractant, elle chasse le sang. Cette paroi représente le cœur, et son inflexion est le seul vestige de l'invagination cardiaque. Cependant, une disposition particulière perfectionne un peu ce mécanisme rudimentaire : ce cœur est sous-jacent à l'estomac, et la paroi stomacale (*est.*) lui forme une voûte et lui constitue une sorte de cavité

un peu mieux délimitée. Le cœur est donc une cavité canaliforme ouverte aux deux bouts, fermée en dessus par la paroi inerte de l'estomac et en dessous par la lame supérieure du péricarde qui est musculeuse et contractile.

Fig. 131.

Appendiculaire en position morphologique vu par la face dorsale (Sch.).

b., bouche; **est.**, estomac; **f. v.**, fossette vibratile; **G. n.**, ganglion nerveux; **g. 1**, arcs ciliés; **g. 2**, deuxième ganglion de la queue; **n. d.**, nerf dorsal; **n. l.**, nerfs latéraux; **œ.**, œsophage; **Ot.**, otocyste; **Ov.**, ovaire; **sp.**, orifices expirateurs; **t. d.**, testicule droit; **t. g.**, testicule gauche.

En outre de ce cœur, il n'y a que les lacunes de la cavité générale. Ces canaux lacunaires sont assez nettement délimités, bien qu'aucun endothélium ne les sépare de la substance gélatineuse de la cavité générale. Il y a un canal ventral médian *sous-endostylaire* (*c. v.*), qui se prolonge en bas jusque vers le cœur; un canal *péricoronal*, se jetant dans un canal *dorsal* médian (*c. p.*) qui va du ganglion cérébral aux organes génitaux; ces derniers flottent dans un espace lacunaire rempli de sang; enfin, dans la queue, sont deux paires de sinus à droite et à gauche de la corde (*c. a.* et *c. d.*).

Le sang est dépourvu de globules [1].

Système nerveux. — Le système nerveux se compose du *ganglion cérébral* (fig. 131, *Gn.*) émettant différents nerfs, et du *cordon viscéral* (*n. d.*). Mais ce dernier, au lieu de s'arrêter dans la région de l'estomac, se continue en un système spécial contenu dans la queue (fig. 129, *g. 1*).

Le ganglion cérébral est volumineux, allongé, situé au côté dorsal de l'entrée du pharynx. Il comprend un grand nombre de cellules disposées autour d'une masse fibrillaire et paraît (mais la chose n'est pas tout à fait certaine) creusé d'un canal central. Il émet en haut un court cordon qui bientôt se bifurque pour contourner l'entrée du pharynx et qui fournit aux cils tactiles de la bouche. De sa partie moyenne partent quelques filets qui se perdent dans les organes voisins. Vers le bas, et un peu latéralement, il émet une paire de grands nerfs qui contournent le pharynx et se rendent aux spiracules (*n. l.*). Enfin,

[1] Dans certaines espèces il est coloré, mais jamais par des globules.

directement en bas, il se prolonge en un gros *cordon viscéral* (*n. d.*) qui descend en arrière du pharynx, contourne cet organe du côté droit, suit le côté droit de l'œsophage, passe au-dessous de l'estomac et, se recourbant vers le haut, arrive dans la queue. Là, il se place au côté dorsal (tourné à gauche) de la queue et pénètre dans cet organe, où nous le retrouverons bientôt. Il n'émet aucun nerf. Sa structure intime cependant n'est pas connue. Il correspond cependant bien certainement au cordon viscéral ganglionnaire. Peut-être contient-il un canal central.

Organes des sens. — Le *toucher* s'exerce par les soies tactiles qui sont sur la lèvre antérieure et à l'entrée de la bouche. Sans doute aussi la surface générale de l'épiderme fournit des sensations tactiles plus ou moins délicates (1).

L'*ouïe* (ou plutôt sans doute le sens de l'équilibre) est assurée par une *otocyste* (fig. 131, *Ot.*) située au côté gauche du ganglion cérébral. C'est une simple vésicule sphérique, accolée au ganglion et formée de cellules plates armées de soies raides qui soutiennent une otolithe calcaire contenue à l'intérieur.

L'*olfaction* a pour organe la *fossette vibratile* (*f. v.*), simple cul-de-sac cilié, qui s'ouvre dans le pharynx, à la face dorsale, un peu au-dessous de la bouche, par un orifice évasé, et se porte en arrière en s'accolant au côté droit du ganglion.

Il n'y a d'organes spéciaux ni pour le goût ni pour la vue.

Organes reproducteurs. — L'animal est, comme tous les Tuniciers, hermaphrodite (2) et possède un ovaire (fig. 131, *Ov.*) pair ou unique compris entre deux testicules (*t. d.* et *t. g.*) (3). Le tout forme une masse volumineuse qui occupe toute l'extrémité inférieure renflée et détermine en arrière une forte saillie (fig. 129). Le testicule (*t.*) forme une simple masse de cellules sexuelles qui évoluent en spermatozoïdes à l'intérieur d'un sac épithélial formé par des cellules sœurs des précédentes. Il n'y a pas d'orifice préformé, mais il s'en produit un au sommet, au moment de la maturité sexuelle.

L'ovaire (*ov.*) est formé, lui aussi, d'une masse de cellules génitales renfermée dans un sac épithélial formé de cellules folliculaires sœurs des précédentes. Les cellules centrales se divisent et donnent les œufs qui se portent à la surface, forment une saillie de plus en plus accentuée et finissent par tomber dans la cavité générale, entourés de leur membrane

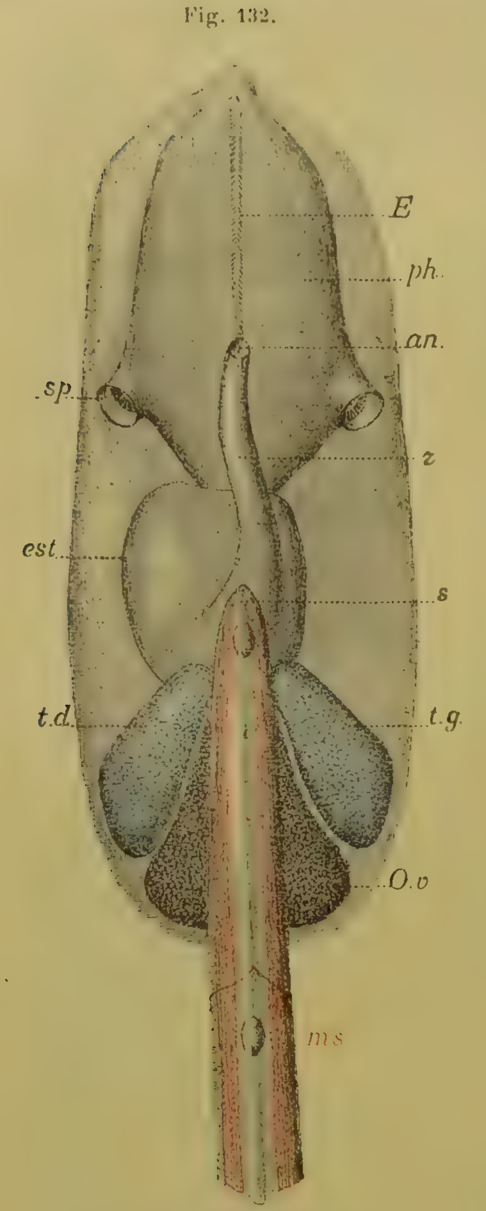
(1) A certaines places il y a, dans certains cas, des différenciations épidermiques dans ce sens, mais elles sont très variables selon les genres et même les espèces : ce sont tantôt des groupes de cellules munies de cils mobiles ou raides, situées d'ordinaire aux bords de la queue (certains *Fritillaria*) ou à son extrémité (*Kowalevskya, Appendicularia*), ou des cellules isolées, éparses en divers points et portant une ou plusieurs soies tactiles (*Oikopleura, Fritillaria,* etc.).

(2) Il y a cependant une Appendiculaire, *Oikopleura dioica*, qui fait exception.

(3) Il n'y a point à cet égard de règle. Certaines espèces d'*Oikopleura* ont un ovaire pair, d'autres (*O. cophocerca*) l'ont impair. Chez les autres Appendiculaires aussi, ces organes peuvent être pairs et il peut y avoir soit une, soit deux paires de glandes de chaque sexe.

folliculaire. Il n'y a point de cellules du testa; l'enveloppe folliculaire elle-même se détruit de bonne heure, et les œufs finalement se trouvent nus dans la cavité générale. Ils n'en sortent que par déhiscence de la paroi du corps, car il n'y a point d'oviducte.

Fig. 132.



Appendiculaire
en position morphologique
vu du côté ventral (Sch.).

an., anus; **E.**, endostyle; **est.**, estomac; **Ov.**, ovaire; **ph.**, pharynx; **r.**, intestin; **s.**, extrémité supérieure de la queue; **t. d.**, testicule droit; **t. g.**, testicule gauche.

Queue. — La queue, avons-nous vu, est très longue, élargie dans le sens sagittal, très mince dans le sens coronal (fig. 132). Elle s'insère par une extrémité rétrécie dans une dépression de la face ventrale du corps et se termine au bout en s'effilant. Elle comprend dans sa constitution trois parties : 1° un *épiderme;* 2° un axe squelettique, la *corde dorsale* (fig. 129, *ch.*); 3° une *couche musculaire* (*ms.*). La corde et la couche musculaire déterminent sur sa partie médiane un épaississement, tandis que sur les bords elle se prolonge en une mince membrane formée par les deux épidermes accolés. Le schizocœle se prolonge à son intérieur sous la forme de larges sinus sanguins en avant et en arrière de la corde (fig. 130, *c.a.* et *c.d.*); enfin, une petite quantité de cette substance gélatineuse que nous avons vue occuper ailleurs la place du mésoderme s'insinue entre les autres organes de la queue.

La *corde dorsale* est une tigelle cylindrique qui occupe l'axe de la queue; elle commence en haut par une extrémité arrondie à l'origine même de la queue, et se termine en pointe en bas un peu au-dessus de l'extrémité. Elle est très élastique et formée d'une gaine anhiste, d'une couche cellulaire et d'une partie centrale homogène, de consistance cartilagineuse (1).

(1) Cette couche cellulaire n'est pas disposée comme un épithélium régulier, à cellules bien délimitées. Chez les jeunes, elle est continue et même les limites cellulaires sont indistinctes. A mesure que l'animal vieillit, la couche de protoplasma continu s'amincit de plus en plus, et finit par se réduire à de petits îlots autour des noyaux épars et disparaître presque entièrement. Cela donne à penser que la corde est produite embryogéniquement par une colonne cellulaire dont les cellules fournissent la substance cartilagineuse et rétrocèdent peu à peu, à mesure que celle-ci se développe.

La *musculature* (fig. 129, *ms.*) forme deux larges bandes indépendantes correspondant aux deux faces droite et gauche de la queue. Chacune de ces bandes est formée de deux couches : en dehors, sous l'épiderme, une couche de sarcoplasma continu dans laquelle sont placés dix noyaux cellulaires (*nm.*) régulièrement disposés sur une seule file verticale, à intervalles égaux ([1]); en dedans, se trouve une couche de fibrilles striées, parallèles, longitudinales, continues dans toute la longueur de la queue. SEELIGER a montré que chaque bande résulte de la fusion d'une rangée de dix cellules musculaires géantes dont les noyaux seuls sont restés indépendants.

A la base de la queue, en arrière de la corde dorsale, se trouve un volumineux *ganglion caudal* rattaché au ganglion cérébral par le cordon viscéral. De ce ganglion part un cordon nerveux qui parcourt la queue dans toute sa longueur, toujours situé au côté dorsal (tourné à gauche) de la corde. Ce cordon nerveux porte une douzaine de petits renflements ganglionnaires (*g. 1*, *g. 2*) semblables au ganglion caudal, mais beaucoup plus petits, étant formés chacun d'une à quatre cellules, tandis que ce dernier en comprend un grand nombre disposées en une couche périphérique autour d'un axe fibrillaire.

De ces ganglions, ainsi que des segments nerveux intermédiaires, partent de nombreux filaments nerveux qui se rendent les uns aux muscles les autres à l'épiderme.

On voit par ce qui précède que la queue n'est pas symétrique par rapport au plan sagittal du corps, puisque laissée dans sa position naturelle et décrite par rapport à ce plan, elle se trouverait porter à gauche de la corde un cordon nerveux ganglionnaire qui manque à droite; elle est symétrique, au contraire, par rapport à un plan parallèle à ses faces planes. D'autre part, dans les larves d'Ascidies auxquelles l'animal ressemble si fort, le cordon nerveux est dorsal par rapport à la corde. Tout cela montre que la queue a son vrai plan sagittal parallèle à ses faces, qu'elle est aplatie de droite à gauche, que le côté où est le cordon nerveux est dorsal, et que tout l'organe doit être considéré comme ayant tourné de 90° autour de son axe pour porter son bord dorsal à la gauche du corps et placer ses faces aplaties, qui normalement sont droite et gauche, parallèlement au plan coronal du corps ([2]).

Vertébration de la queue. — Les cellules musculaires de la queue ne sont, chez l'adulte, distinctes que par leurs noyaux. Aux plus forts grossissements, on ne peut distinguer dans la couche musculaire aucune trace de segmentation. Cependant, l'action des réactifs coagulants

---

(1) Ces noyaux ont un aspect très particulier : ils sont larges, plats, leur membrane est disparue et leur contenu s'est transformé en une sorte de réticulum. Même ils finissent par se fusionner, tous ensemble, en une longue lame réticulée, mais c'est là un cas exceptionnel, particulier à *Oikopleura*. Sous ce rapport, *Fritillaria* représente un type plus normal.

(2) Ce contournement de la queue n'est pas particulier à *Oikopleura*. C'est un caractère des Appendiculaires.

ou même les premières altérations qui suivent la mort décomposent la couche musculaire en autant de segments qu'il y a de noyaux, reproduisant ainsi la séparation des cellules musculaires qui étaient distinctes chez l'embryon (1).

On est parti de là pour considérer ces paires de cellules musculaires comme des myomères comparables à ceux de l'Amphioxus, et il n'y a aucun doute qu'on n'ait le droit de le faire. D'autre part, la disposition des ganglions est nettement métamérique; on a donc là tous les éléments d'une assimilation de la queue à celle de l'Amphioxus, ce qui est un grand point pour la comparaison des Tuniciers avec les Vertébrés. Mais Seeliger a fait remarquer que les ganglions nerveux sont plus nombreux que les myomères et ne leur correspondent point, et il en conclut que la segmentation de la queue n'est point réelle. C'est peut-être aller trop loin. Cela n'empêche pas que la musculature et le cordon nerveux soient l'un et l'autre métamériques, et si leur métamérisation n'est point concordante, cela peut tenir non à quelque perversion d'un stade phylogénétique particulier, mais à ce que ces dispositions se sont produites sous l'action de causes biomécaniques différentes ou ayant agi différemment sur les deux systèmes.

Physiologie.

Habitat. — L'animal est pélagique et habite surtout la haute mer (2).

Locomotion. — Logé dans sa capsule, il y est presque toujours en mouvement et, dès qu'il s'arrête, sa densité un peu supérieure à celle de l'eau de mer l'entraîne lentement au fond. Ses mouvements consistent uniquement en ondulations violentes de la queue. Ces ondulations s'écoulent de la base vers la pointe tournée en bas et déterminent une vive circulation d'eau dans la capsule. Cette eau entre par les orifices supérieurs et sort par l'inférieur, apportant à la fois l'oxygène et les particules nutritives. En même temps, la réaction de l'eau expulsée soulève la capsule, l'empêche de tomber au fond et même lui communique un mouvement de progression, mais bien faible et bien lent. Quand l'animal est hors de sa capsule, l'énergie de sa queue est tout entière employée à le mouvoir et il se déplace alors vivement, en tournoyant, la masse génitale en avant et la bouche en arrière.

(1) On a objecté que des séparations, plus ou moins complètes, se produisent aussi dans d'autres points. Mais cela ne diminue pas la valeur de l'argument, car, s'il n'y avait pas un lieu de moindre résistance aux points de soudure (fig. 129, *i.*), la fragmentation serait toujours quelconque. D'ailleurs, il importe peu à la théorie que la soudure soit plus ou moins parfaite chez l'adulte, car la disposition des noyaux prouve l'existence d'une pile de cellules musculaires qui, évidemment, ont été distinctes à un moment donné chez l'embryon.

(2) Toutes les Appendiculaires sont marines et pélagiques. L'expédition du *Plankton* les a trouvées sous des latitudes très variées, aussi bien loin que près des côtes, abondantes jusqu'à une profondeur de 200 mètres et de plus en plus rares au-dessous. Quelques échantillons ont pu être pêchés jusqu'à 3000 mètres. La température des points où on les a trouvés variait de 3° à 24°.

Changement de capsule. — La capsule est pour lui un abri protecteur; aussi dès qu'elle lui devient un embarras ou un danger, s'empresse-t-il de la quitter. Comme elle est un peu glutineuse, elle se colle parfois aux objets voisins, ou bien elle peut être saisie par quelque animal en quête de proie. Aussitôt, d'un vif mouvement de queue, il en sort et nage en liberté. Jamais dans ce cas il n'y rentre, il s'en fabrique une nouvelle. Même en dehors de ces accidents, il quitte sa capsule périodiquement à intervalles très rapprochés, non qu'elle soit devenue impropre à ses fonctions, mais sans doute parce que la sécrétion de substance cuticulaire ne peut rester longtemps interrompue. Déjà dans l'ancienne capsule, au bout de deux ou trois heures, la nouvelle sécrétion a commencé. D'un brusque coup de queue, l'animal l'abandonne, et en moins d'une heure s'en forme une nouvelle par le procédé que voici.

Nous avons vu que la capsule apparaît d'abord sous la forme d'une cuticule appliquée contre l'épiderme qui la sécrète. D'abord limitée à la zone des cellules spécialement chargées de la sécréter, elle s'étend peu à peu sur tout le corps, y compris la queue. Cette cuticule forme des plis d'apparence très irrégulière, mais parfaitement constants dans chaque espèce. A un moment donné, l'animal s'agite violemment, fait des efforts désespérés et brusquement, aux dépens des plis qui se déploient, la cuticule se développe comme un parapluie qui s'ouvre et devient la capsule sous sa forme définitive.

Respiration et alimentation. — Sous l'influence du puissant anneau vibratile situé au milieu des tubes expirateurs, un vif courant d'eau entre sans cesse par la bouche et ressort par ces tubes. La paroi pharyngienne, réduite à une mince couche épithéliale, sépare seule ce courant d'eau du sang de la cavité générale. La respiration s'effectue ainsi aisément. Pendant ce temps, les cellules glandulaires de l'endostyle sécrètent une substance glutineuse qui se répand en travers du courant d'eau et se condense en filaments qui se rendent aux arcs vibratiles et sont entraînés par eux vers la bouche. Une autre partie de cette substance prend la voie de la gouttière ventrale et arrive aussi à l'œsophage. Les particules alimentaires (petites Algues, Radiolaires, petits Péridiniens, etc.) s'accolent à ces filaments et sont entraînées avec eux dans le tube digestif. Elles y sont digérées, mais les filaments eux-mêmes ne le sont pas et ressortent par l'anus, agglutinant encore les résidus inutilisés. Là, le courant d'eau expiratoire les rompt et entraîne leurs fragments au dehors.

Parfois, l'animal renverse brusquement le sens de ce courant. L'eau entre alors par les spiracules et ressort par la bouche. Dans ces conditions, la respiration continue, mais l'alimentation doit être moins aisée, aussi la circulation dans ce sens ne continue-t-elle jamais longtemps. Lorsqu'une particule trop volumineuse tend à entrer dans la bouche, elle heurte les soies tactiles qui violemment la repoussent, et l'animal renverse pour quelques minutes le cours de l'eau dans sa branchie. Même chose se passe lorsque de fines particules offensives, entrant dans la

bouche, pénètrent dans l'organe vibratile, ce qui tend à prouver la fonction olfactive de cet organe (Fol). Mais dans d'autres cas, aucune cause objective ne paraît déterminer ce renversement. En aucun cas, l'eau n'entre par un spiracule pour ressortir par l'autre.

Circulation. — Nous avons indiqué, en décrivant l'appareil circulatoire, quelles voies étaient ouvertes au sang dans la substance gélatineuse qui occupe la cavité générale. Il suffit d'ajouter dans quel sens ces voies sont parcourues. Le sang partant du cœur monte dans le canal ventral sous-endostylaire, contourne l'entrée du pharynx et arrive au sinus dorsal, qui le conduit à la grande lacune où baignent les organes génitaux. Il parcourt cette lacune et arrive à la queue où il descend dans les canaux du bord ventral, passe, au bout de la queue, sous la corde dans les canaux du bord dorsal qui le ramènent au tronc, précisément au point où se trouve le cœur. La circulation est très peu active. Comme chez tous les Tuniciers, elle change périodiquement de sens, le cœur se contractant tantôt de haut en bas, tantôt de bas en haut.

Reproduction. — L'hermaphroditisme de l'animal n'est pas physiologiquement complet; c'est un hermaphroditisme successif protérandrique. Les testicules se développent les premiers et ont perdu leur activité fonctionnelle quand les ovaires commencent à mûrir. Nous avons vu que les spermatozoïdes sont émis au dehors par un canal qui se forme à la maturité, entre le testicule et le dehors. Mais ce canal n'est pas si bien soudé à l'épiderme qu'il ne passe au moment de l'éjaculation bien des spermatozoïdes dans la cavité générale, où d'ailleurs ils ne semblent incommoder en rien l'animal. L'ovaire ne forme point d'oviducte, et les œufs mûrs tombent normalement dans la cavité générale, ainsi que nous l'avons vu (1). Mais leur arrivée est pour l'animal une marque ou peut-être une cause de décrépitude, son ectoderme se détruit, laisse passer les œufs, et lui-même ne tarde pas à mourir.

La *durée de la vie* des Appendiculaires serait en général d'une année environ.

Développement.

Il est malheureusement presque entièrement inconnu. D'après Fol, il serait, en ses points essentiels, conforme à celui des autres Tuniciers, et l'animal est si simple que son ontogénèse serait, dans ce cas, facile à reconstituer.

Notons seulement le fait bien observé, que les tubes expirateurs sont formés par une paire d'invaginations ectodermiques à la rencontre desquelles marche une paire de refoulements endodermiques. Leur réunion se fait au niveau de la partie moyenne et la cloison commune disparaît. L'anneau ciliaire est sans doute une production de l'endoderme.

---

(1) La question de savoir s'ils y peuvent être fécondés par les spermatozoïdes qui y sont arrivés avant eux, ou s'ils ne sont fécondés qu'au dehors, n'a pas été tranchée.

Les Appendiculaires sont considérés par les uns comme des formes primitives dont les Tuniciers ordinaires sont dérivés phylogénétiquement, par d'autres comme des formes dégradées, par d'autres enfin, comme des larves devenues des adultes pélagiques. Cette dernière opinion semble la plus justifiée.

Les Appendiculaires se divisent en deux ordres :

Endostylophorida, à pharynx pourvu d'un endostyle;

Polystylophorida, sans endostyle, à pharynx pourvu de nombreux appendices digitiformes disposés en séries.

1er Ordre

ENDOSTYLOPHORIDES. — *ENDOSTYLOPHORIDA*

[*Endostylophora* (Garstang)]

TYPE MORPHOLOGIQUE

C'est celui de la sous-classe.

Cette sous-classe ne se subdivise point en ordres ni sous-ordres.

GENRES

Oikopleura (Mertens, Fol) est le type que nous avons choisi pour l'étude morphologique. Il est caractérisé génériquement par la forme de sa queue, environ trois fois plus longue que le corps, trois fois plus longue que large, à nageoire s'élargissant graduellement à partir de la racine; par ses oïkoplastes localisés à la face ventrale du corps, au-dessus de l'anus, par la conformation bilobée de son estomac, par son endostyle formé d'au moins quatre rangées de cellules, et par la situation inférieure de ses organes génitaux (1) (Corps, 2 à 3mm, cosmopolite.)

Genres voisins :

Vexillaria (J. Müller, Eisen). Pour Herdman est synonyme d'*Oikopleura*. La capsule, très grande, serait rattachée au corps par deux muscles spéciaux [?]. Des muscles traversent la cavité générale et s'insèrent aux viscères. Queue musclée sur un tiers de sa largeur seulement. Canaux expirateurs très longs (Parties chaudes de l'Atlantique occidental);

Folia (Lohmann). Capsule inconnue; cellules sécrétrices en ceintures transversales régulières; queue cinq fois plus longue que le corps; masse génitale unique où l'on n'a pu distinguer l'ovaire du testicule; estomac unilobé (Parties chaudes de l'Atlantique);

Althoffia (Lohmann). Capsule inconnue, queue trois à quatre fois plus longue que le corps, organes génitaux en avant de l'estomac qui est unilobé et communique, à droite avec l'œsophage, à gauche avec l'intestin, rapport inverse de la situation habituelle (Parties chaudes de l'Atlantique).

Oikomicron (Swaison). Capsule très petite en forme de mitre; l'animal serait dépourvu de queue. Cette forme connue seulement par une description sommaire et un croquis rapide, l'échantillon ayant été détruit, doit être acceptée avec quelques réserves (Côte de l'île de Man).

---

(1) Il y a une espèce dioïque.

Les deux genres suivants, trouvés par CHUN dans les grandes profondeurs, se distinguent par des caractères plus saillants :

Megalocercus (fig. 133 et 134) (Chun), forme géante, colorée en jaune, rouge ou orangé, à capsule inconnue, est surtout remarquable par la

Fig. 133.

Megalocercus vu de face (d'ap. Chun).

Fig. 134.



Megalocercus vu du côté droit (d'ap. Chun).

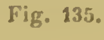


Fig. 135.



Stegosoma (d'ap. Chun).

présence sur le tronc d'une musculature pariétale analogue à celle des Salpes. La queue est musclée sur la moitié de sa largeur; les canaux expirateurs, très grands portent leur anneau ciliaire près de l'orifice de sortie, l'endostyle est long, l'œsophage se jette non dans le lobe gauche de l'estomac mais dans le lobe droit, et le lobe gauche, sacciforme, en cœcum, est interprété par CHUN comme un foie, le testicule est impair (Corps 8^{mm}, queue 30^{mm}; par 1.000 mètres de profondeur au large de Naples);

Stegosoma (Chun) (fig. 135), à capsule inconnue, à queue musclée aussi sur la moitié de sa largeur, mais sans muscles pariétaux sur le tronc; estomac et foie comme chez le précédent; il y a un ovaire impair entre deux testicules (Corps 3^{mm}, queue 12^{mm}; même habitat que le précédent, mais a été aussi trouvée à la surface).

Appendicularia (Fol), a une vaste capsule ovoïde, deux fois plus grande que le corps; les oïkoplastes forment un arc à cheval sur le cou; l'estomac est unilobé, petit, le rectum énorme, vésiculeux; le testicule unique embrasse l'ovaire (Régions chaudes de l'Atlantique, Méditerranée, Australie).

Fritillaria (Quoy et Gaimard, Fol) (fig. 136 et 137). L'aspect et la structure sont ici tout autres que chez *Oikopleura*. L'animal est pourvu d'un repli cutané dorsal qui remonte en arrière en forme de capuchon, plus haut que la bouche, et se perd peu à peu sur les côtés du cou. La portion de l'épiderme qui porte ces oïkoplastes est située à cheval sur le cou et forme une simple couche gélatineuse appliquée sur la partie supérieure du corps et ne s'étendant pas au delà, empêchée qu'elle en est par le capuchon. C'est seulement pendant que la queue est en mouvement que la capsule se dilate sous l'action du courant d'eau déterminé par elle; quand la queue est immobile, elle s'affaisse et s'accole à l'épiderme. A l'état dilaté, elle a une forme globuleuse avec deux orifices opposés, l'inférieur servant à la sortie de l'eau.

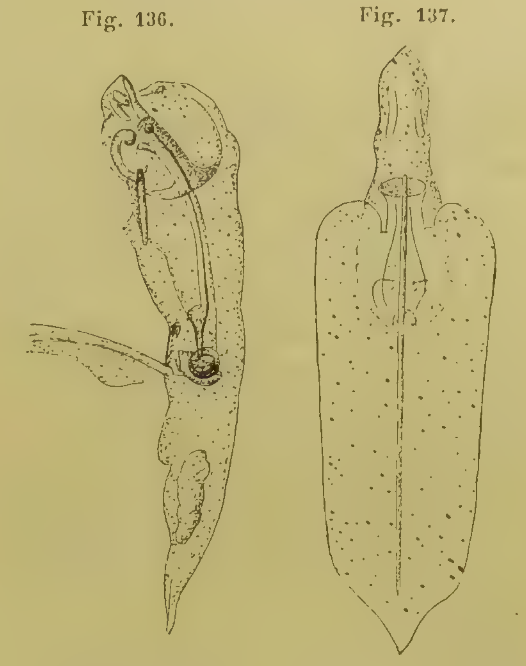


Fig. 136. *Fritillaria urticans* (d'ap. Fol). Profil gauche.

Fig. 137. *Fritillaria urticans* (d'ap. Fol). Face ventrale.

Le corps est très allongé; la branchie très courte n'en occupe que le sommet, et les spiracules sont larges et s'ouvrent très haut. L'endostyle, réduit à deux rangées de cellules glandulaires, est fortement recourbé. Le tube digestif, aussi très peu développé, ne descend pas au-dessous du milieu du corps; à la région pylorique de l'intestin sont annexés souvent des appendices arrondis, et le rectum dévié de côté s'ouvre à droite. Le cœur situé en avant de l'estomac est disposé transversalement. Les organes génitaux sont impairs (sauf chez une espèce) et sont loin de remplir toute la cavité générale, en sorte que l'espace libre entre l'épiderme et les viscères est très vaste. La queue, insérée très haut sur la face ventrale, est courte, large et faible: elle n'est guère qu'une fois et demie plus longue que le corps et seulement deux et demie à trois fois plus longue que large, sa nageoire ne commence qu'à une certaine distance de l'insertion, en sorte que sa racine est grêle et cylindrique; sa portion musclée n'occupe pas plus du quart de sa largeur et parfois ne dépasse pas la largeur de la corde dorsale (Corps 2^{mm} au plus, queue 5^{mm}; Méditerranée et Atlantique jusqu'au voisinage des mers polaires des deux hémisphères.)

Tous ces genres ont été réunis dans une famille des Appendicularinæ [*Appendicularidæ* (Lahille)], et s'opposent à un dernier genre, *Kovalevskya*, constituant à lui seul un groupe que nous élevons au rang d'ordre.

Cet ordre est le suivant.

2e Ordre

POLYSTYLOPHORIDES. — *POLYSTYLOPHORIDA*

[Anendostylés (Fol); — *Kovalevskiadæ* (Lahille, sous-ordre); *Kovalevskidæ* (Lahille, famille); — *Polystylophora* (Garstang)]

Kovalevskya (Fol) (fig. 138 à 141). Ici la capsule est très grande, en forme d'ellipsoïde de révolution (fig. 140 et 141); elle est percée d'un seul orifice assez large situé en un point de l'équateur qui constitue la partie supérieure de la coquille. Cet orifice donne dans une vaste cavité. La surface externe est lisse; l'intérieur est orné de côtes méridiennes saillantes qui partent des bords de l'ouverture et viennent converger vers le point antipode. L'animal (fig. 138) est logé au fond, la tête en bas et la queue, qui ici est à peu près sur le prolongement du corps, en haut. Le corps est adhérent à la substance de la capsule, et la queue seule est libre dans la cavité où elle se meut énergiquement et détermine un courant d'eau qui entre suivant l'axe vertical et ressort suivant les méridiens.

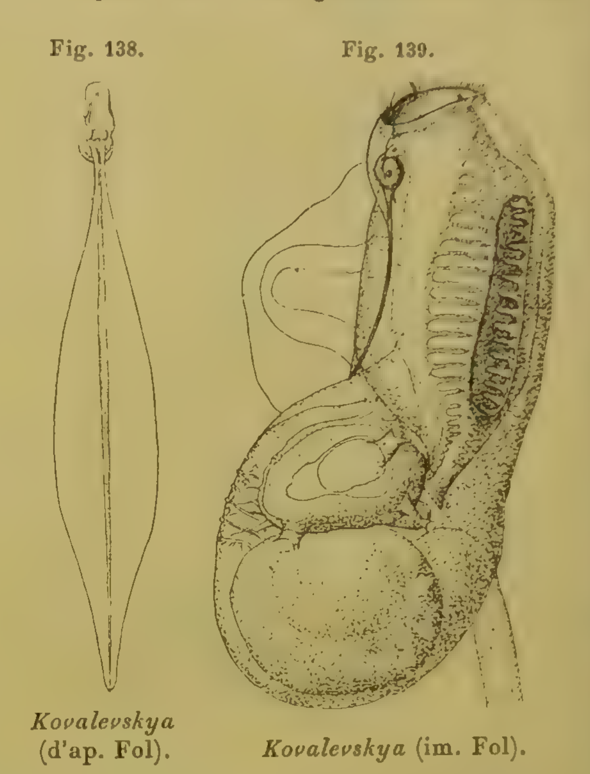


Fig. 138. *Kovalevskya* (d'ap. Fol).

Fig. 139. *Kovalevskya* (im. Fol).

Le corps en forme d'ovoïde allongé (fig. 139) porte en haut la bouche largement ouverte, sans lèvres, garnie au bord libre de petits bouquets de soies tactiles; l'anus est très petit et rejeté à droite; les spiracules forment deux très grandes fentes occupant plus de la moitié de la hauteur du pharynx. Les cellules sécrétant la capsule forment sur le dos des cercles concentriques. Le pharynx ne

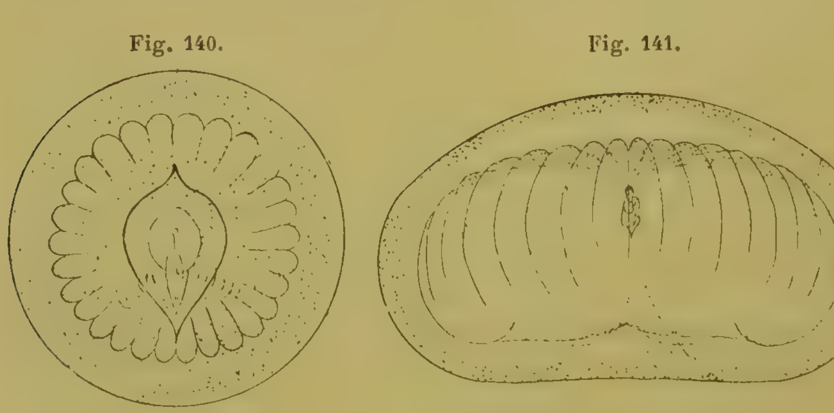
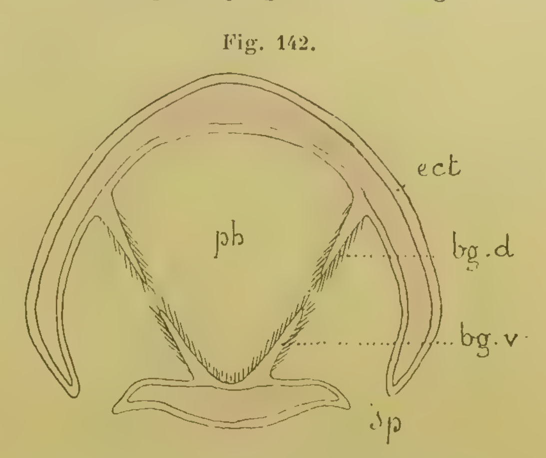


Fig. 140. Coque de *Kovalevskya* vue de dessus (d'ap. Fol).

Fig. 141. *Kovalevskya* vu de profil (im. Fol).

possède, fait unique chez les Tuniciers, ni *endostyle*, ni *arcs vibratiles;* mais il renferme, par contre, un organe unique en son genre et tout à fait caractéristique. Cet organe est formé par certaines cellules de l'épithélium pharyngien, qui se sont énormément développées, chacune en une sorte de baguette saillante dans la cavité pharyngienne, large à la base, étroite au sommet, et couverte de cils vibratiles (fig. 142). Ces baguettes forment quatre rangées verticales disposées en deux paires, une ventrale (*bg. v.*) entre les deux parties de laquelle ne règne qu'un étroit espace cilié, et une latéro-dorsale (*bg. d.*). Les quatre rangées convergent en bas vers l'œsophage, et en haut se rejoignent sur la ligne médiane ventrale. Dans chaque rangée, les baguettes sont disposées parallèlement comme les dents d'un peigne, et les deux peignes d'un même côté tournent l'un vers l'autre l'extrémité libre de leurs dents. Il résulte de cette disposition que la cavité pharyngienne est incomplètement divisée en trois compartiments verticaux : un central, qui va directement de la bouche à l'œsophage et qui est limité en avant par la paroi ventrale (ciliée en ce point): du pharynx, en arrière par la paroi pharyngienne dorsale non ciliée, à droite par les peignes ventral et latéro-dorsal droits, à gauche par ceux de gauche formant la paire avec les précédents; les deux autres compartiments sont latéraux, symétriques et limités en dehors par la paroi latérale non ciliée du pharynx, en dedans par les deux peignes du même côté. Sur la face antérieure des compartiments latéraux s'ouvrent les fentes spiraculaires. L'eau qui entre dans le pharynx par la bouche est dirigée par les cils vibratiles des peignes dans les compartiments latéraux, tandis que les particules alimentaires, repoussées par eux, sont dirigées par les cils antérieurs du compartiment médian vers l'œsophage. Ces peignes sont donc, non des organes respiratoires, car leurs dents étant des formations unicellulaires ne sont pas creuses et ne contiennent pas de sang, mais des organes mécaniques destinés à opérer la séparation de l'eau qu'ils laissent passer et des particules alimentaires qu'ils repoussent vers l'œsophage. Ils font l'office de l'endostyle et des arcs vibratiles des autres Appendiculaires.

Fig. 142.



Coupe transversale de *Kovalevskya* au niveau des orifices expirateurs (Sch.).
bg. d., baguettes dorsales; **bg. v.**, baguettes ventrales; **ect.**, ectoderme; **ph.**, pharynx; **sp.**, orifice expirateur.

Garstang les considère comme provenant d'une modification de ces arcs. Il nous semblerait plus naturel d'assimiler à ces arcs seulement les deux peignes dorsaux et de voir dans les deux ventraux une modification de l'endostyle ou du moins des deux bords de cet organe, dont

la partie moyenne serait représentée par la surface ciliée située entre eux.

Il n'y a pas de cœur : le sang est mis en mouvement seulement par les ondulations de la queue. L'estomac n'est pas cilié. L'otocyste est au-dessus du ganglion et non à sa gauche ; il y a deux glandes sexuelles, une de chaque sexe, situées côte à côte, l'ovaire à gauche, le testicule à droite.

La queue, sept fois plus longue que le corps, lancéolée, dirigée sur le prolongement du corps, n'est musclée que sur 1/7 de sa longueur.

La ponte suit de quelques minutes l'éjaculation du sperme et l'animal meurt aussitôt après (Taille totale, 9mm ; capsule 30mm sur 35mm ; Méditerranée et parties chaudes de l'Atlantique).

2e Sous-Classe

THALIÉS. — *THALIÆ*

[Thalides (Savigny); — *Thaliacea* (Van der Höven); *Thaliæ* (Häckel); — *Caducichordata conserta* (Balfour)]

Cette sous-classe n'étant composée que de deux genres principaux qui sont eux-mêmes les représentants de deux ordres et devront être décrits comme types de ces deux ordres, il nous semble qu'il y aurait plus d'inconvénients que d'avantages à créer un type morphologique intermédiaire à ces deux formes. Nous nous contenterons donc d'indiquer ici les caractères essentiels communs à ces deux ordres.

Les Thaliés sont des formes pélagiques nageantes et toute leur organisation est, en grande partie, par suite de ce fait, sensiblement différente de celle du type morphologique des Tuniciers. La forme générale est celle d'un ellipsoïde, plus ou moins allongé, plus ou moins tronqué aux deux bouts par les orifices; l'axe bucco-cloacal est ou rectiligne ou à peine incurvé ; la tunique est adhérente au corps, transparente, souple ; la musculature circulaire, seule présente, forme autour du corps des bandes circulaires bien développées, bien distinctes, en nombre fixe, tantôt complètes, tantôt interrompues sur la face ventrale; il y a un endostyle, mais pas de crête dorsale; la branchie est tendue sous forme de languette ou de large cloison entre le pharynx et le cloaque; il n'y a pas de cavité péribranchiale; les cavités pharyngienne et cloacale occupent toute la partie axiale du corps et sont en outre très larges, et les viscères, très peu développés, sont massés en un point de la face ventrale où ils forment une tache opaque, colorée, très visible à travers le corps transparent et appelée le *nucleus*. L'oozoïte toujours solitaire n'a pas d'organes génitaux, mais possède un *stolon* ventral qui donne naissance à une ou plusieurs générations de blastozoïtes qui restent unis à l'oozoïte, puis les uns aux autres en colonies plus ou moins nombreuses mais non permanentes. Ces blastozoïtes, ou du moins ceux de la dernière génération lorsqu'il y en a plusieurs, sont sexués.

Les Thaliés se divisent en deux ordres :

Salpida, à forme plus ou moins prismatique; à cloaque un peu dorsal par rapport au pharynx; à anneaux musculaires presque toujours interrompus en avant sur la face ventrale; à branchie réduite à une étroite bandelette laissant à droite et à gauche deux larges ouvertures qui représentent une paire de stigmates; à cercle péricoronal développé en gouttière; n'ayant qu'une génération de blastozoïtes qui restent associés en chaînes après s'être séparés du parent;

Doliolida, en forme de tonneau régulier, à axe cloaco-ventral entièrement rectiligne; à anneaux musculaires non interrompus sur la face ventrale; à branchie en forme de cloison tendue entre le pharynx et le cloaque et percée de nombreux stigmates; à cercle péricoronal réduit à une paire d'*arcs vibratiles;* ayant plusieurs générations de blastozoïtes qui se fixent sur un appendice spécial du parent et dont la dernière seule est sexuée.

1er Ordre

SALPIDES. — *SALPIDA*

[Biphores (Bruguière); — *Desmomyaria* (Claus); *Hemimyaria* (Herdman); — *Hemitremata syringobranchiata* (Lahille) (1)]

TYPE MORPHOLOGIQUE

(Pl. 29 à 34 et fig. 143 a 150)

Anatomie.

Le cycle évolutif de notre animal comprend deux formes bien différentes, l'une *solitaire*, asexuée, l'oozoïte, l'autre sexuée et dans laquelle les individus sont associés par groupes, d'où le nom de *forme agrégée* (blastozoïte) sous lequel on la désigne. La forme solitaire engendre la forme agrégée par bourgeonnement et celle-ci engendre la première par des œufs. Nous devons donc décrire successivement la forme solitaire, le bourgeonnement, la forme agrégée et le développement de l'œuf.

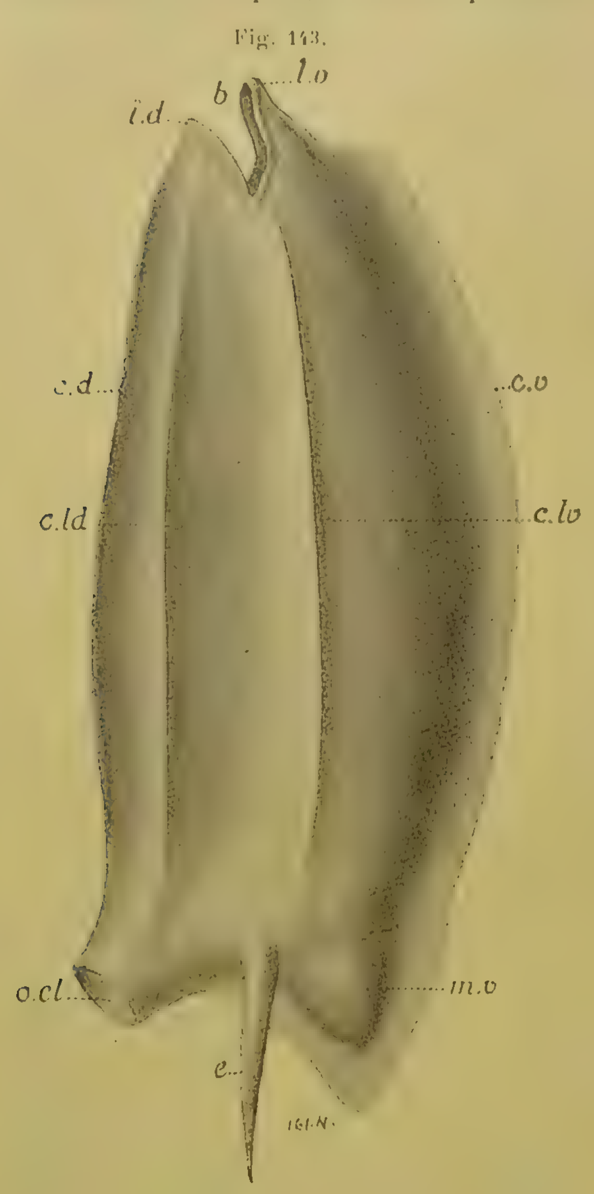
Forme solitaire (oozoïte).

Extérieur et organisation générale. — L'animal (fig. 143) a grossièrement la forme d'un prisme rectangulaire à arêtes arrondies, les faces dorsale

(1) *Desmomyaria* indique que les muscles sont disposés comme des liens autour du corps. *Hemimyaria* rappelle le fait que ces muscles, au lieu d'être circulaires comme chez le *Doliolum*, sont interrompus sur presque une moitié de la circonférence du corps. Caractère non absolu d'ailleurs, car, d'après Brooks, chez certains Salpes les muscles sont circulaires, tandis que chez certains Doliolum ils sont interrompus. *Hemitremata* fait allusion aux gouttières latérales de la bandelette branchiale, que Lahille considère comme un tréma imperforé. *Syringobranchiata* fait allusion à la forme étroite, presque cylindrique de la branchie.

et ventrale étant plus larges que les latérales. Il mesure environ 5 à 6 centimètres de haut [1]. Il est si transparent que son contour extérieur ne s'aperçoit bien que sur un fond noir; mais certains de ses viscères, vivement colorés, forment vers la partie inférieure de son corps une tache très visible que l'on appelle le *nucleus* (fig. 143, *m. v.*). Sa position naturelle est horizontale; mais pour l'étude il faut le placer verticalement. La base supérieure rétrécie est percée d'un grand orifice transversal bordé de deux larges lèvres mobiles (*l. d.* et *l. v.*), qui est la *bouche* (*b.*). La base inférieure porte un autre orifice mais plus petit et rejeté vers la face dorsale, c'est celui du *cloaque* (*o. cl.*). Il n'y a pas d'autres orifices extérieurs, ceux que l'on pourrait trouver se trouvant à l'intérieur de la cavité cloacale. Vers la partie ventrale de cette même base, se trouve une forte saillie dans laquelle est logé le nucleus (*m. v.*). Il y a en outre, sur les côtés du nucleus, de longs appendices qui la prolongent vers le bas (*e.*). Les faces verticales sont renforcées par des côtes plus ou moins saillantes au nombre de six ou sept : il y en a deux dorsales (*c. d.*), deux latéro-dorsales (*c. ld.*), deux latéro-ventrales (*c. l. v.*), et parfois une ventrale (*c. v.*); toutes sont disposées verticalement [2].

Fig. 143.



Salpe. Forme solitaire (Type morphologique). Aspect extérieur de l'animal (Sch.).

b., bouche; **c. d.**, crête dorsale droite; **c. ld.**, crête latéro-dorsale; **c. lv.**, crête latéro-ventrale; **c. v.**, crête ventrale; **e.**, épiderme; **m. v.**, masse viscérale; **o. cl.**, orifice cloacal.

Le corps est revêtu d'une épaisse *tunique* transparente accolée à l'épiderme (**Pl. 29**). A l'intérieur, il est percé d'une très vaste cavité qui l'occupe presque tout entier, ne laissant en dehors d'elle que

(1) La taille varie selon les genres et espèces de 5 à 6 milimètres à 20 ou 30 centimètres.

(2) Leur existence, leur nombre, leur forme, ainsi que celle des prolongements papilliformes sont soumis à de grandes variations, suivant les genres et les espèces.

cette petite masse pleine où sont logés les principaux viscères et que nous avons appelée le nucleus. Dans cette cavité est tendue une bandelette qui va obliquement de la partie supérieure de la face dorsale à la partie inférieure de la face ventrale : cette bandelette est la *branchie* (**29**, *br.*), et l'on appelle *pharynx* ou *cavité branchiale* (*ph.*) toute la partie de la cavité commune qui est située en avant et au-dessus d'elle, et *cavité cloacale* (*cl.*) toute la partie qui est située en arrière et au-dessous. Cette dernière est sensiblement moins vaste que la première. Les deux cavités communiquent d'ailleurs très largement entre elles sur les deux côtés de la bandelette branchiale par deux énormes orifices que nous verrons être comparables à la paire de *stigmates primitifs* de la larve de notre type morphologique général. Au fond de la cavité branchiale, en avant de l'extrémité antéro-inférieure de la branchie, est l'orifice œsophagien (*o. œ.*), entrée d'un *tube digestif* pelotonné sur lui-même dans le nucleus. L'anus s'ouvre tout près de la bouche, mais plus dorsalement, dans la partie du cloaque qui confine à l'extrémité inférieure de la bandelette branchiale qui, seule, le sépare de l'orifice œsophagien. Outre le tube digestif, le nucleus ne contient que le *cœur* (*C.*). Il n'y a pas d'organes génitaux, l'animal se reproduisant asexuellement au moyen d'un *stolon* (*st.*) implanté sur sa face ventrale, au-dessus de la base du nucleus.

Paroi du corps. — Elle est formée, outre la tunique, d'un simple *épiderme* à cellules prismatiques. Cet épiderme n'est doublé d'aucune couche dermique et forme la paroi immédiate de la cavité générale contenant le sang. Mais il existe une puissante musculature pariétale que nous décrirons ici, bien que, embryogéniquement, elle appartienne peut-être plutôt aux parois internes du pharynx et du cloaque.

Tunique. — La tunique est assez épaisse, surtout au niveau du nucleus où elle devient sub-cartilagineuse, tandis qu'elle est plus molle dans les autres points; elle reste néanmoins partout parfaitement hyaline. Elle revêt les prolongements styliformes dans lesquels pénètre un prolongement de la paroi et du schizocœle et forme à elle seule les crêtes verticales. Entre ces crêtes, elle est naturellement beaucoup plus mince. Elle contient, comme d'ordinaire, des éléments émigrés qui, sans doute ici aussi, viennent du mésoderme. Certaines de ces cellules arrivent jusqu'à la surface de la tunique, où elles forment, dans les points soustraits à des frottements, un revêtement continu qui a été pris pour un dédoublement de l'épiderme (**30**, *fig. 3*).

Musculature (**30**, *fig. 1*). — Le corps est comme cerclé par une dizaine de bandes musculaires à peu près équidistantes (*mt.*). Mais ces bandes ne forment pas des anneaux complets; elles sont interrompues à la face ventrale sur une plus ou moins grande largeur. Au voisinage de l'orifice cloacal, elles deviennent plus étroites et plus serrées les unes contre les autres et, cessant d'être interrompues du côté ventral, forment là un sphincter complet (*m. cl.*). Vers l'orifice buccal, leur

disposition annulaire se modifie, mais d'une autre façon : les choses sont comme si les bandes buccales, d'abord régulièrement annulaires, s'étaient fusionnées les unes aux autres au niveau de leur partie latérale qui en même temps se serait portée en bas, en sorte que leurs directions divergent à partir de ce point vers les lèvres de la bouche (*m. l.*); il s'y adjoint même quelques faisceaux (*m. o.*) qui se rendent des muscles annulaires voisins à ce point de convergence, et accentuent cette disposition. Tous ces muscles sont striés.

Schizocœle. — Constitué par l'étroit espace compris entre la paroi externe et les parois internes de la branchie et du cloaque, il s'étend autour des viscères et entre eux dans le nucleus, et se prolonge dans l'épaisseur de la bandelette branchiale. Il est rempli de sang.

Pharynx. — Le pharynx (**29**, *ph.*) est formé d'une simple couche d'épithélium prismatique finement cilié qui seule le sépare du schizocœle. Il n'y a rien à ajouter à ce que nous avons dit de sa disposition générale, mais nous devons décrire la bouche qui donne accès dans sa cavité et les organes qu'il contient.

La *bouche* (*b.*) occupe à elle seule l'extrémité supérieure du corps; elle est fendue transversalement et limitée par deux lèvres (*l. d.* et *l. v.*) formées seulement par les téguments un peu plus minces à ce niveau. La lèvre dorsale (*l. d.*), plus épaisse et moins saillante, est peu ou point mobile; l'inférieure plus grande et plus souple est très mobile et peut, en se relevant, fermer entièrement l'orifice. Nous avons vu qu'elles sont pourvues d'une musculature spéciale. L'espace limité par ces deux lèvres correspond au siphon inspirateur de notre type général. C'est comme un siphon fendu transversalement [1].

Fig. 144.



Salpe. Coupe transversale de l'endostyle (d'ap. Lahille).

L'*endostyle* (**29**, *E.*), bien développé en une profonde gouttière verticale à parois épaisses (fig. 144), commence un peu au-dessous de la lèvre ventrale et s'arrête un peu au-dessus de l'orifice œsophagien. Sa structure est conforme à celle que nous avons décrite pour notre type général. Notons seulement que les deux zones glandulaires profondes sont formées de bandes cellulaires divergeant en dehors en éventail, tandis que la zone glandulaire externe est formée de bandes régulièrement alignées. Les *replis marginaux* ont la disposition habituelle.

Le *cercle péricoronal* (*pr.*) forme une gouttière à deux lèvres comme

(1) Les auteurs ne disent pas si les lèvres sont revêtues, en dedans, d'une *tunique réfléchie*.

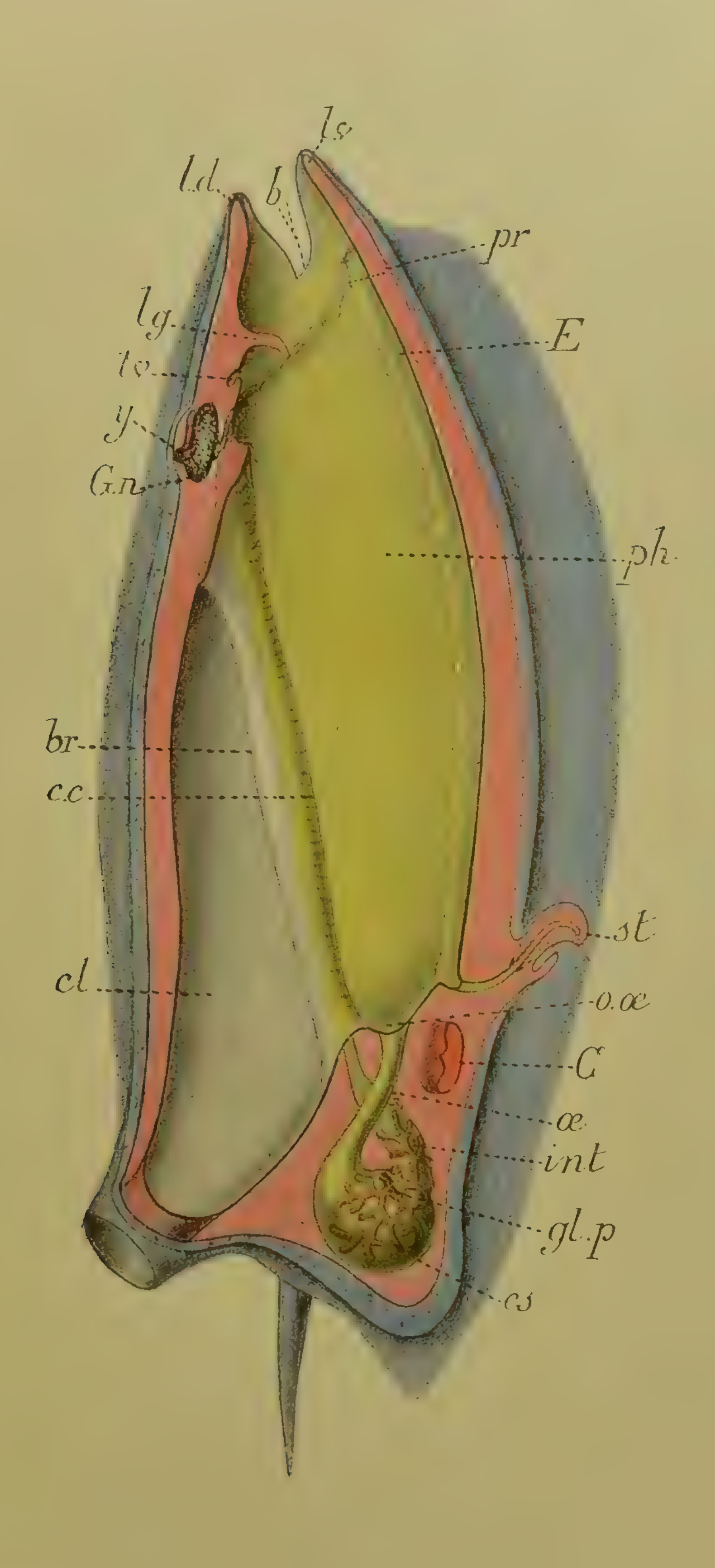
SALPIDA

(TYPE MORPHOLOGIQUE)

Forme solitaire (oozoïte).

b., bouche;
br., branchie;
C., cœur;
c. c., crêtes ciliées;
cl., cloaque;
E., endostyle;
es., estomac;
G. n., ganglion nerveux;
gl. p., glande pylorique;
int., intestin;
l. d., lèvre dorsale;
lg., languette dorsale;
l. v., lèvre ventrale;
œ., œsophage;
o. œ., ouverture de l'œsophage;
ph., pharynx;
pr., gouttière péricoronale;
st., stolon;
t. v., tubercule vibratile;
y., œil.

Fig. 1. Coupe sagittale dans les deux tiers supérieurs du corps et oblique dans le tiers inférieur. L'anus étant caché par la branchie n'est pas visible dans cette figure (Sch.).


ls
l.d.
b
pr
lg.
E
y.
G.n.
ph.
br.
c.c.
st.
cl.
o.œ.
C
œ.
int
gl.p
cs

dans notre type général et affectant les mêmes rapports avec les replis marginaux de l'endostyle.

La *gouttière ventrale* a la disposition habituelle.

Tube digestif. — Il comprend l'œsophage (*œ.*), l'estomac (*est.*), l'intestin (*int.*) et une paire d'organes annexes, les glandes pyloriques (*gl. p.*). Dans son ensemble, il est court et contourné sur lui-même, de telle façon que le rectum passe au côté gauche de l'estomac et va s'ouvrir au même niveau horizontal que l'œsophage, mais plus dorsalement. C'est la base de la bandelette branchiale, prolongée à ce niveau en un petit éperon qui sépare les deux orifices.

L'*œsophage* (**29**, *œ.*) est large, contourné, aplati, cilié.

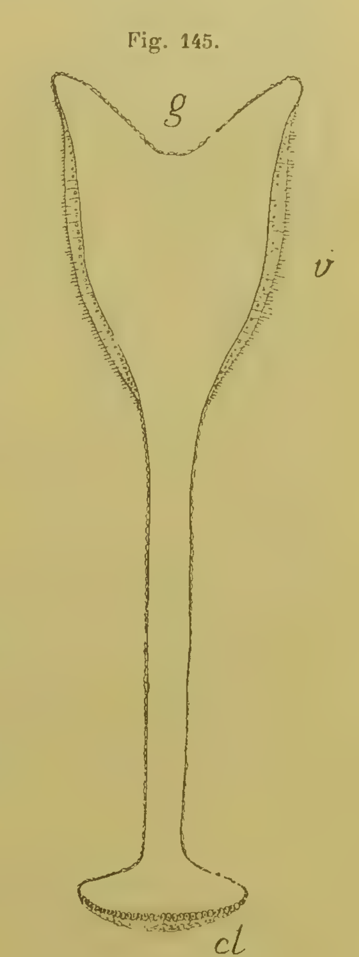
L'*estomac* (*es.*) est large, arrondi; il présente une gouttière dorsale ciliée, il est cilié aussi sur ses faces latérales, mais sa face ventrale est formée d'un très haut épithélium cylindrique non cilié. Aucune de ses cellules n'est glandulaire.

L'*intestin* (*int.*) part de la partie supéro-ventrale de l'estomac, se porte à gauche et en arrière et va s'ouvrir à l'anus; il est cilié.

L'*anus* est situé dans la partie inféro-ventrale de la cavité cloacale; nous avons indiqué plus haut ses rapports avec la bouche et la branchie.

La *glande pylorique* (**29**, *gl. p.*) est formée ici d'une paire de cœcums allongés, un peu ramifiés, qui partent de la base de l'estomac et s'étendent jusque sur l'intestin. Ils sont revêtus d'un épithélium non cilié, à hautes cellules cylindriques, entre lesquelles sont de nombreuses cellules glandulaires ovoïdes. Malgré leur parité, ces cœcums correspondent certainement à la glande pylorique impaire du type général des Tuniciers.

Fig. 145.



Coupe transversale de la branchie (Sch.).

cl., paroi cloacale de la branchie; **g.**, gouttière dorsale du pharynx; **v.**, tiers antérieur de la branchie pourvue d'une côte ciliée.

Cloaque. — Le cloaque (*cl.*) est cette partie de la cavité centrale de l'animal qui est au-dessus et en arrière du niveau de la branchie. Il n'est séparé du pharynx que par l'étroite bandelette branchiale (**29**, *br.* et fig. 145), et communique très largement avec lui sur les côtés de la branchie par deux très larges ouvertures homologues des tubes expirateurs des Appendiculaires et de la première paire de trémas de la branchie des larves des Ascidies. Nous avons vu que l'anus s'ouvre dans sa cavité.

Branchie. — La branchie présente, en raison de sa forme, deux faces latérales semblables et deux bords, libres l'un et l'autre, l'un supéro-dorsal formant l'étroit plancher du cloaque, l'autre inféro-ventral formant la, plus étroite encore, voûte

de la cavité pharyngienne. Elle est fixée par ses deux extrémités. Son bord dorsal est légèrement convexe en haut, non cilié. Son bord ventral, sensiblement plus long que le dorsal, est creusé d'une profonde gouttière (fig. 145, *g.*) non ciliée, dont les deux lèvres, comme celles de l'endostyle, se continuent en haut avec la lèvre inférieure de la gouttière péricoronale, tandis que la lèvre supérieure de celle-ci passe ininterrompue au-dessus. Les faces latérales sont formées de deux parties, s'étendant parallèlement dans toute leur longueur, une dorsale, formant à peu près les deux tiers de la surface, non ciliée et ne présentant rien de particulier; c'est simplement une lame mince; l'autre ventrale (*v.*) qui est rehaussée de nombreuses côtes ciliées (**29**, *c. c.*), parallèles entre elles et à peu près perpendiculaires au bord libre, sauf une certaine obliquité en avant et en bas. Ces côtes sont séparées par des espaces non ciliés plus larges qu'elles (¹).

La branchie est partout limitée par une simple lame épithéliale. L'étroit espace compris entre ses deux faces dépend du schizocœle; il est occupé par du sang et cloisonné par quelques brides conjonctives irrégulières.

Cœur et lacunes (**30**, *fig. 2*). — Dans le nucleus, entre l'estomac et le cul-de-sac terminal de l'endostyle, se trouve le cœur (*C.*) présentant les rapports avec le péricarde et la structure décrits à propos du type général.

Le schizocœle, où s'ouvre à ses deux bouts le cœur, ne contient point de vrais vaisseaux et le sang a accès partout. Mais des cloisonnements conjonctifs, des rétrécissements locaux délimitent des sortes de canaux lacunaires, non endigués, qui jouent le rôle de vaisseaux. On en trouve de tels dans la lame dorsale de la branchie (*v. br.*), autour de l'endostyle, le long de la gouttière péricoronale (*v. pr.*), sous les muscles annulaires, autour de la masse du nucleus (*v. ncl.*), etc.

Système nerveux et sens. — Le *ganglion*, très volumineux (**29**, *G. n.*), est situé à la partie dorsale du pharynx, en arrière de l'extrémité supérieure de la branchie, dans une lacune sanguine. Il a une forme subsphérique, mais sa partie supéro-dorsale est excavée en fer à cheval (fig. 146). Il est formé d'une couche corticale cellulaire et d'une masse centrale fibrillaire. Il émet huit à dix paires de filets nerveux, mais on n'a pu suivre jusqu'à leur terminaison que ceux qui vont à l'organe vibratile et aux lèvres.

Languette (**29**, *lg.*). — A l'entrée du pharynx, du côté dorsal, au-dessus de la gouttière péricoronale et de l'organe vibratile, se trouve un long prolongement, probablement tactile qui, par sa position, semble

(¹) LAHILLE considère ces côtes ciliées, et principalement les invaginations en forme de poches où elles plongent dans le genre *Pegea*, comme des sortes de trémas incomplets, d'où le nom d'*Hemitremata*, qu'il donne aux Salpides. Pour HERDMAN, il ne saurait y avoir ici de trémas, la branchie tout entière de l'animal ne représentant que la *lame dorsale* qui, chez les Ascidies, sépare les deux moitiés percées de trémas de la branchie.

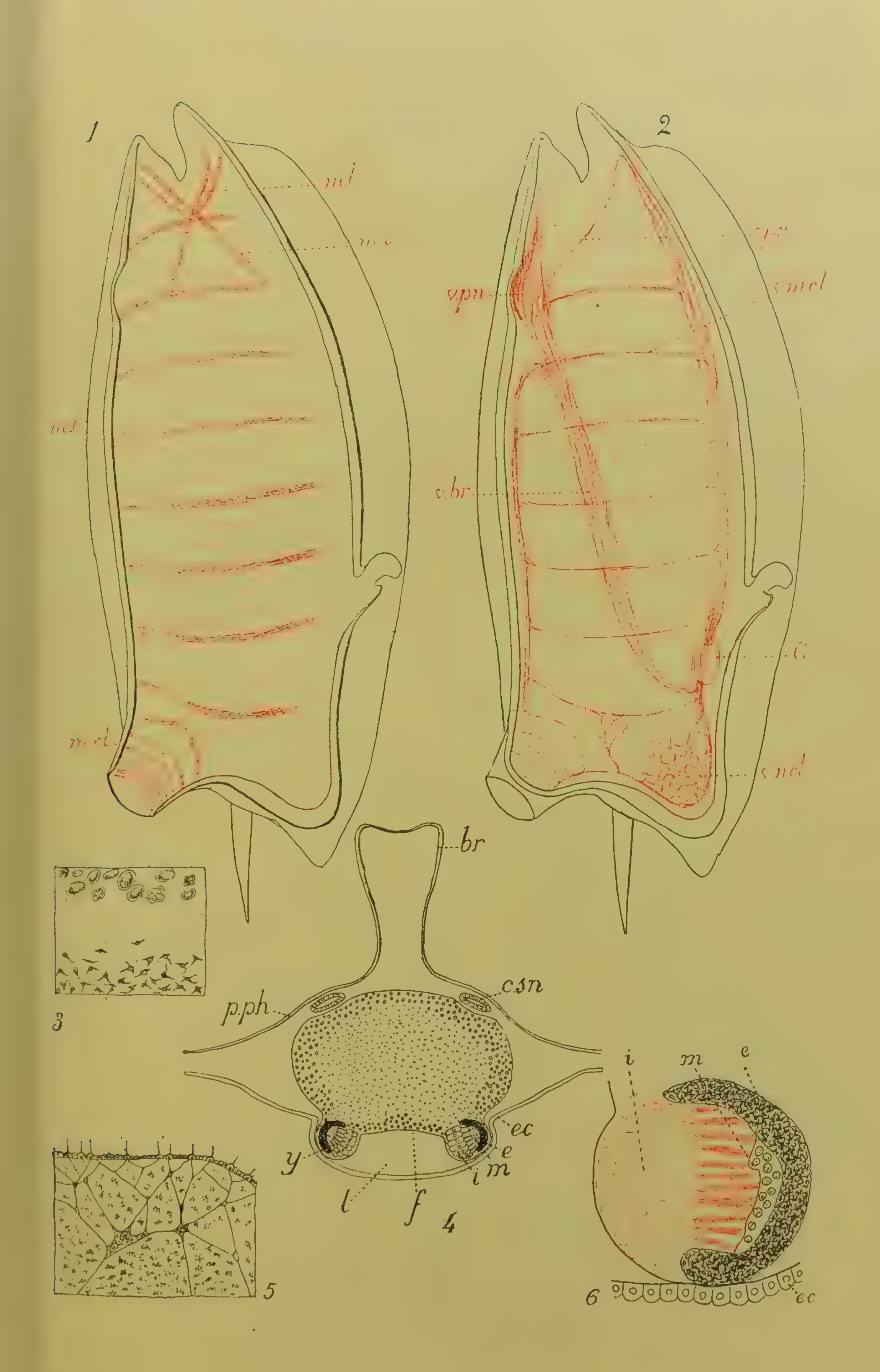
SALPIDA

(TYPE MORPHOLOGIQUE)

Forme solitaire (**oozoïte**) (*Suite*).

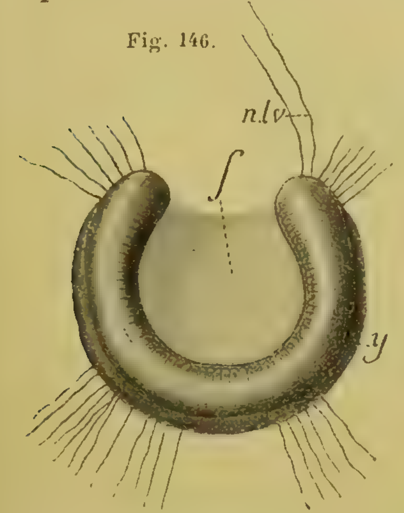
br., branchie ;
C., cœur ;
c. sn., canal ;
e., couche pigmentaire de l'œil ;
ec., ectoderme ;
f., fond de l'excavation en fer à cheval ;
i., couche des cellules à bâtonnets ;
l., lacune sanguine de l'œil ;
m., couche ganglionnaire ;
m. cl., sphincter de l'orifice cloacal ;
m. l., muscles des lèvres ;
m. o., muscles obliques ;
m. t., muscles transverses ;
p. ph., paroi du pharynx ;
v. br., canaux lacunaires branchiaux ;
v. mcl., canaux lacunaires dorso-ventraux parallèles aux muscles transverses ;
v. ncl., canaux lacunaires du nucléus ;
v. pn., canaux lacunaires périneuraux ;
v. prc., canaux lacunaires de la gouttière péricoronale ;
y., œil.

Fig. 1. Système musculaire de la forme solitaire (Sch.).
Fig. 2. Système circulatoire de la forme solitaire (Sch.).
Fig. 3. Coupe à travers la tunique (d'ap. Lahille).
Fig. 4. Coupe transversale du ganglion nerveux (im. Metcalf).
Fig. 5. Réseau nerveux et poils tactiles des lèvres (d'ap. Lahille).
Fig. 6. Détail de la structure de l'œil vu en coupe transversale (d'ap. Metcalf).


1
2
br
csn
p.ph
3
ec
e
y
i
m
l
f
4
5
i
m
e
6
ec

représenter non, comme on l'indique parfois, une des languettes de la crête dorsale, mais plutôt la couronne tentaculaire, réduite ici à un seul tentacule. On lui donne le nom de languette ([1]).

Fig. 146.



Œil de Salpe vu de dos (Sch.).
f., excavation située entre les branches du fer à cheval formé par l'œil; **n. lv.**, nerfs; **y.**, œil en fer à cheval.

Poils tactiles (**30**, *fig.* 5). — Les bords de la lèvre dorsale sont garnis de minuscules poils tactiles portés par des cellules épithéliales entremêlées aux autres, mais un peu plus volumineuses. Sous l'épiderme se trouve un riche réseau nerveux avec cellules ganglionnaires.

Œil (**30**, *fig.* 4 et 6 et fig. 146 et 147). — Il est impair, situé dans l'excavation en fer à cheval creusée à la face dorsale du cerveau (fig. 146). Le fond de cette excavation (*f.*) est formé de substance cérébrale simple, et c'est seulement la bordure du fer à cheval (fig. 147, *y.*) perpendiculaire à la surface générale qui est différenciée en œil. Elle forme un bourrelet arqué (**30**, *fig.* 4, **y.**) ouvert en avant et soudé par ses bords à l'ectoderme (*ec.*), de manière à limiter une lacune sanguine spéciale (*l.*) où il baigne. Le bourrelet optique est formé de trois couches concentriques : une externe pigmentaire (**e.**), une moyenne ganglionnaire (*m.*) et une interne (*i.*) formée de cellules à bâtonnets. Ces cellules à bâtonnets sont formées de deux parties (**30**, *fig.* 6), une renflée, tournée vers le dedans, contenant le noyau et envoyant les filets nerveux aux cellules cérébrales voisines, et une tournée en dedans à parois fortement épaissies et constituant le bâtonnet proprement dit qui plonge dans la couche ganglionnaire. En raison du relief que forme l'épiderme au niveau de l'œil, c'est la couche pigmentaire périphérique (*i.*) qui se

Fig. 147.

Salpe. Région du ganglion nerveux (Sch.).
br., branchie ; **c. c.**, côtes ciliées de la branchie ; **gl.**, glande neurale droite ; **o. br.**, orifice de communication du schizocœle branchial et pariétal ; **p. cl.**, paroi cloacale ; **p. ph.**, paroi du pharynx ; **t. v.**, tubercule vibratile ; **y.**, œil.

([1]) Parfois très développé, il peut être très réduit et semble même manquer tout à fait chez certaines espèces.

trouve le plus exposée aux rayons lumineux, et c'est par elle sans doute que les bâtonnets sont impressionnés.

Organe vibratile (29, et fig. 147, *t. v.*). — Il ne semble pas y avoir à l'extrémité de ce canal une partie glandulaire représentant la glande prénervienne. L'appareil est réduit à un court diverticule de la cavité pharyngienne qui s'ouvre à la face dorsale de cette cavité au-dessus de la gouttière péricoronale, et se termine en cul-de-sac dans les lacunes sanguines sous-jacentes. L'organe vibratile reçoit du cerveau deux nerfs très nets. Au lieu d'être comme chez les autres Tuniciers immédiatement sous-jacent au cerveau, il est situé assez haut au-dessus de lui et sans relation avec lui. Mais c'est là une disposition secondaire, car chez l'embryon il a les rapports les plus intimes avec le cerveau, qui même se développe d'un foisonnement de ses cellules constitutives.

Glandes sous-neurales. — Nous devons décrire ici, bien qu'elles n'aient probablement aucun rapport avec les perceptions sensitives, une paire de glandes (fig. 147, *gl.*) qui sont situées en avant du cerveau, contre lequel elles s'appuient par une extrémité en cul-de-sac renflée, tandis que leur canal très sinueux va s'ouvrir à la voûte du pharynx par un petit pertuis. Ces deux orifices formant la paire sont bien distincts de celui du tubercule vibratile et situés bien plus bas. Entre le fond renflé de ces glandes et le cerveau se trouve une masse cellulaire assez volumineuse (1).

Physiologie.

Habitat. — L'animal est pélagique et marin. Il est cosmopolite et se rencontre dans toutes les mers, mais de préférence dans celles qui sont tièdes ou chaudes.

Locomotion. — Il se meut par le jeu de ses bandes musculaires, qui se contractent rythmiquement d'une manière très régulière. A chaque contraction, la bouche se ferme par le jeu de ses muscles, et l'eau comprimée dans les cavités pharyngienne et cloacale ouvre l'orifice cloacal et s'échappe en produisant une poussée de réaction qui chasse l'animal dans le sens de sa bouche, c'est-à-dire en avant. Puis, quand les muscles se relâchent, le corps reprend son volume par l'effet de l'élasticité de la tunique qui est l'exact antagoniste des muscles, et l'eau rentre dans le corps par la bouche, qui à ce moment s'ouvre tandis que le cloaque se ferme par ses muscles. L'animal avance par petites saccades.

Respiration. — Pendant ce passage incessant de l'eau, le sang de la cavité générale séparé de l'oxygène dissous par une simple membrane épithéliale respire sans doute partout. Mais la lame de suspension de la branchie est particulièrement favorable à l'osmose par sa situation au

(1) Metcalf qui a découvert ces organes les assimile, malgré leurs connexions différentes, avec les glandules prénerviennes qui chez *Phallusia mammillata* s'ouvrent dans la cavité péribranchiale.

milieu du courant, la minceur de ses parois et sa richesse en lacunes sanguines. Les côtes ciliées de la branchie ne jouent qu'un rôle insignifiant dans la circulation de l'eau, et cela est d'autant plus à remarquer que chez les autres Tuniciers, Ascidies et Appendiculaires, les cils sont l'agent exclusif de ce mouvement.

Alimentation. — Les particules alimentaires qui entrent dans la cavité pharyngienne sont dirigées par les cils de la gouttière péricoronale vers l'endostyle, qui les englue et qui les achemine en bas vers la gouttière ventrale laquelle les conduit à l'œsophage. Il est à remarquer aussi que, pendant la contraction des muscles, la cavité pharyngienne est réduite à un canal limité ventralement par l'endostyle et dorsalement par la gouttière du bord libre de la branchie; or ce canal où le courant est très vif conduit directement à l'œsophage.

La digestion s'accomplit sans doute sous l'action de la sécrétion des cœcums pyloriques. Les fèces agglutinées sortent par l'anus et le cloaque.

Circulation. — Le sang poussé par le cœur sort par l'ouverture supérieure et se rend dans un riche lacis de canaux situé autour de l'endostyle. De là il passe à droite et à gauche dans des canaux demi-circulaires sous-jacents aux muscles et à la gouttière péricoronale et arrive, en suivant la face dorsale, jusqu'à l'insertion supérieure de la branchie. Là, il pénètre entre les deux lames de cet organe et redescend jusqu'au cœur, où il rentre par son orifice inférieur. Un autre courant revient au cœur par ce même orifice inférieur, après avoir parcouru les lacunes du nucleus et communiqué avec les lacunes canaliformes sous-jacentes aux muscles de la région cloacale.

Le sens du courant est assuré par le fait que les fibres musculaires de cet organe se contractent successivement d'une extrémité à l'autre. Mais, comme chez tous les Tuniciers, il se renverse périodiquement après un certain intervalle.

Innervation. — On ne sait à peu près rien de cette fonction, mais il est à croire que le jeu des muscles, l'ouverture et la fermeture des orifices en temps opportun sont dus à des filets spéciaux.

Phosphorescence. — Certaines formes sont phosphorescentes (*Salpa maxima*, *S. zonaria*); c'est le nucleus qui émet de la lumière.

Bourgeonnement.

Nous avons jusqu'ici omis à dessein de parler d'un organe important, qui, en l'absence de glandes génitales, assure la reproduction de l'animal. Cet organe est le *stolon* (**29**, *st.*).

Chez la forme isolée adulte que nous venons de décrire, il se présente sous la forme d'un long cordon qui part, d'abord très mince, de la face ventrale, au-dessus du nucleus et s'étend en grossissant de plus en plus. Normalement, il est allongé le long de la face ventrale, tournant en haut son extrémité distale libre. Plus souvent, il se porte d'abord en

bas, puis contourne l'extrémité inférieure de gauche à droite et reparaît au côté droit du nucleus (fig. 148, *st.*). En tout cas, il est appliqué contre la paroi du corps et contenu dans un fourreau de substance tunicale ouvert librement à son extrémité, de manière à le laisser en libre communication avec le dehors. Sous cet état, le stolon est déjà chargé de bourgeons développés. Pour comprendre le bourgeonnement, il faut suivre le développement du stolon depuis le moment où la forme solitaire qui le produit était encore elle-même toute jeune (**31**, *fig.* 5) et pourvue de certains organes embryonnaires, le *placenta* (*pl.*) et l'*éléoblaste* (*el.*), destinés à disparaître et dont nous étudierons en temps et lieu la structure et la signification.

Fig. 148.



Salpe solitaire avec le stolon, vue par la face ventrale (im. Leuckart).
st., stolon.

Le stolon jeune. — Le stolon se montre sur le jeune encore relié à sa mère par le placenta (*pl.*) sous la forme d'une petite protubérance conique (*st.*) entièrement revêtue par la tunique qui, plus tard seulement, lui formera une gaine tubuleuse ouverte au sommet; il remonte le long de la face ventrale, en sorte que sa face dorsale est tournée vers la face ventrale de la mère et que son extrémité libre regarde en haut; ses côtés droit et gauche correspondent aux côtés homonymes de la mère.

a) *Le stolon en coupe transversale.* — Sur une coupe transversale, cet organe se montre formé des parties suivantes :

1° Une *membrane épidermique* épithéliale (**31**, *fig.* 3, *p.*) qui enferme tout le reste dans sa cavité;

2° Un *tube endodermique* (*en.*) qui présente sur la coupe la forme d'un H, étant formé d'une partie transversale médiane qui relie deux courtes branches verticales symétriques; il est constitué par une simple couche épithéliale plus haute sur les parties latérales;

3° Une paire de *tubes périthoraciques* (*pth.*) situés immédiatement en dehors des branches verticales de l'H et formés aussi d'une simple paroi épithéliale;

4° Une paire de *bandes cellulaires mésodermiques* (*ms.*) situées immédiatement en dehors des tubes périthoraciques. L'ensemble de ces parties forme dans le tube épidermique une cloison transversale complète qui divise sa cavité en deux parties occupées par :

SALPIDA

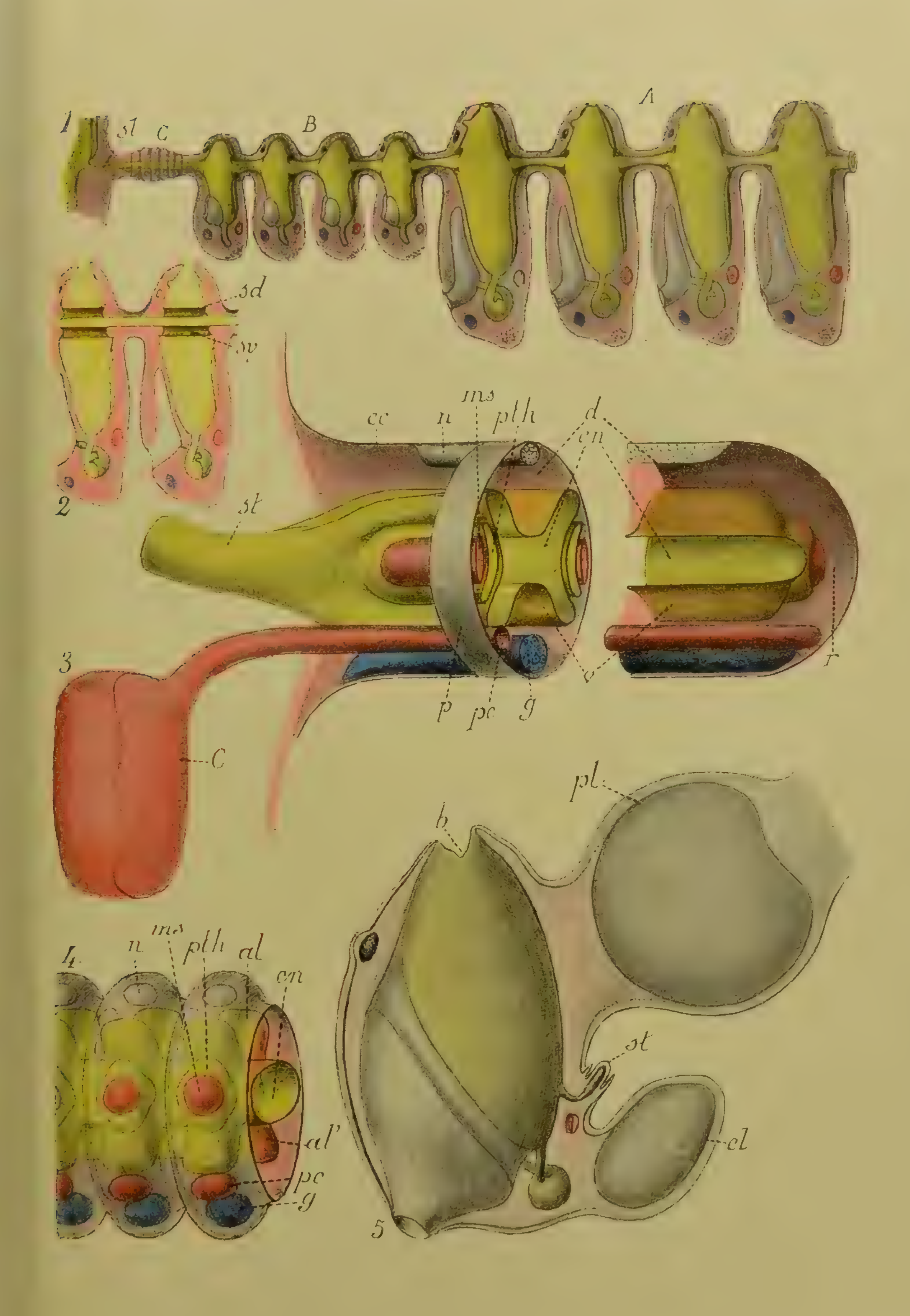
(TYPE MORPHOLOGIQUE)

Forme solitaire; bourgeonnement.

A. B. C. (fig. 1), groupes d'individus agrégés de même taille, prenant naissance simultanément.

al., branches supérieures de l'H de la vésicule endodermique.
al'., branches inférieures de l'H de la vésicule endodermique;
b., bouche;
C., (fig. 3), cœur;
d., canal dorsal du stolon;
ec., ectoderme;
el., éléoblaste;
en., tube endodermique;
g., cordon génital;
ms., bandes cellulaires mésodermiques;
n., tube nerveux;
p., paroi ectodermique du stolon:
pc., tube péricardique;
pl., placenta;
pth., tubes périthoraciques;
r., espace libre de l'extrémité du stolon réunissant le canal dorsal au canal ventral;
sd., sinus dorsal entouré par les ailes dorsales du tube endodermique après leur soudure sur la ligne médiane;
st., stolon;
sv., sinus ventral entouré par les ailes ventrales du tube endodermique après leur soudure sur la ligne médiane;
v., canal ventral du stolon.

Fig. 1. Schéma d'un stolon segmenté de Salpe solitaire montrant des groupes A, B, C d'individus agrégés de même taille (im. Brooks).
Fig. 2. Coupe sagittale de deux individus du groupe A de la figure 1 (Sch.).
Fig. 3. Organisation interne du stolon (Sch.).
Fig. 4. Commencement de la segmentation du stolon par des étranglements annulaires (Sch.).
Fig. 5. Forme solitaire jeune encore pourvue de son placenta et de son éléoblaste et commençant à former son stolon (im. Brooks).


1
st
C
B
A
sd
sv
2
ms
cc
n
pth
d
en
st
3
r
v
p
pc
g
C
pl
b
4.
n
ms
pth
al
en
al'
pc
g
st
el
5

5° Une paire de *sinus sanguins*, l'un dorsal (*d.*) du côté de la face ventrale de la mère, l'autre ventral (*v.*), limités par un endothélium;

6° Un tube nerveux (*n.*) situé sous l'ectoderme dans la cavité dorsale;

7° Un cordon génital (*g.*) situé dans la cavité ventrale sous le sinus sanguin et formé d'une masse centrale de cellules ovulaires entourées d'une enveloppe folliculaire;

8° Un *tube péricardique* (*pc.*) situé dans la cavité ventrale, sous la branche droite de l'H;

9° Des cellules mésodermiques errantes dans le sinus.

b) *Le stolon en coupe longitudinale.* — Si l'on suit ces parties vers l'extrémité distale du stolon, on voit que :

L'enveloppe épidermique (*p.*) se ferme au bout en doigt de gant; les tubes endodermique, périthoracique et péricardique, s'arrêtent en cul-de-sac, et les bandes mésodermiques disparaissent avant d'atteindre l'extrémité, laissant là les deux canaux sanguins se jeter l'un dans l'autre; le tube nerveux et le cordon génital s'arrêtent bien avant d'atteindre l'extrémité.

Si l'on suit maintenant ces parties vers la base proximale du stolon, on voit que :

L'enveloppe épidermique se continue simplement avec l'épiderme (*ec.*) du parent; les tubes nerveux (*n.*) et périthoraciques (*pth.*), ainsi que les bandes mésodermiques, s'arrêtent vers la base de l'organe; les deux canaux sanguins continuent, se jetant, le dorsal dans les lacunes sous-endostylaires du parent, le ventral dans celles du nucleus; nous avons vu que le cordon génital ne remontait pas bien haut; restent le tube péricardique (*pc.*) qui se continue jusqu'au péricarde (*G.*) dont il est un diverticule, et le tube endodermique (*en.*) qui se continue directement (*st.*) avec le cul-de-sac inférieur de l'endostyle dont il est le prolongement [1].

On verra que, par ces rapports, ce tube endodermique se montre homologue aux *tubes épicardiques* des Ascidies bourgeonnantes (Clavelines et Ascidies composées).

c) *Origine des éléments du stolon.* — Nous voyons par là quelle est l'origine de l'enveloppe épidermique et des tubes endodermique et péricardique, mais nous ne voyons pas quelle est celle des parties qui ne dépassent pas la base du stolon. Il y a à leur égard de graves divergences d'opinion.

Les tubes péribranchiaux naîtraient, d'après Brooks, de l'ectoderme de la base du stolon; d'après Seeliger, ils proviendraient du mésoderme; d'après Salensky, ils dériveraient du péricarde. Mais Korotneff semble avoir

---

(1) Mais à cet âge, ce cul-de-sac n'existe pas encore sous la forme où on le trouve chez l'adulte, et le tube endodermique s'ouvre simplement dans la cavité pharyngienne à l'endroit où cesse l'endostyle.

Nous avons vu que, tandis que les replis marginaux de l'endostyle se continuaient en bas pour former la gouttière ventrale, le reste de cet organe s'engageait sous la paroi pharyngienne. C'est ce prolongement qui donne le tube endodermique du stolon.

bien démontré qu'ils naissent des bords latéraux du tube endodermique sous la forme d'un foisonnement cellulaire qui bientôt se creuse d'une cavité, présentant ainsi une variante du mode de formation par refoulement. En tout cas, ils se forment chez le stolon très jeune en un seul point (de chaque côté) et, aussitôt formés, s'accroissent par eux-mêmes. Pour le tube nerveux, il semble bien établi maintenant qu'il se forme par une encoche, c'est-à-dire une invagination extrêmement limitée de l'ectoderme à la base dorsale du stolon. Il passe ainsi sous l'ectoderme un petit groupe de cellules qui forment une vésicule, puis s'allongent en tube par elles-mêmes, sans plus rien emprunter à l'ectoderme. Ainsi ce tube nerveux n'a rien de commun avec celui du parent. Les bandes mésodermiques tirent leur origine du mésoderme du parent. Il en est de même du cordon génital. Il faut l'examiner chez le stolon extrêmement jeune pour reconnaître qu'il dérive d'éléments mésodermiques voisins de l'éléoblaste et de cet éléoblaste lui-même, car très vite il s'isole sous la forme d'une masse ovoïde qui passe dans le stolon.

d) *Destinée des éléments du stolon.* — Nous allons maintenant étudier l'évolution ultérieure de ce stolon; mais dès maintenant, pour asseoir les idées, disons ce que deviendront en fin de compte toutes ces parties. Le stolon (**31**, *fig.* 4 et *fig.* 7, *st.*) va se segmenter en tronçons transversaux qui deviendront autant de bourgeons non semblables à la mère, mais représentant des individus sexués de la forme agrégée. Dans chacun d'eux, l'ectoderme du stolon formera l'épiderme, le tube endodermique formera le pharynx qui, par l'extrémité ventrale de la branche droite de l'H, bourgeonnera le tube digestif; les tubes périthoraciques se fusionneront pour former le cloaque; le tube péricardique formera le péricarde et le cœur; les bandes mésodermiques donneront les muscles; enfin, le tube nerveux et le cordon génital formeront le ganglion nerveux et les organes génitaux.

Transformation du stolon en bourgeons. — Dès qu'il a atteint le degré d'organisation que nous avons pris pour point de départ, le stolon commence à se diviser (**31**, *fig.* 4), par des étranglements très nombreux et très serrés, en petites tranches qui deviendront autant de bourgeons. Cette segmentation se produit toujours à la base du stolon (**31**, *fig.* 1, *C.*) : les segments naissent par groupes simultanés, et chaque groupe nouveau se forme entre le précédent et la base du stolon, qui est le lieu où se fait l'accroissement du stolon en longueur. Cette segmentation procède de l'ectoderme, qui forme des plis circulaires (**31**, *fig.* 4) et coupe tous les organes du stolon en tronçons juxtaposés, indépendants, sauf l'ectoderme lui-même, qui se plisse mais ne se coupe pas, et le tube endodermique (*en.*), dont les parties latérales seules se coupent, la partie médiane restant comme un cordon continu dans toute la longueur du stolon. Les deux sinus sanguins circulent aussi ininterrompus, bien qu'étranglés au début, au niveau de chaque intervalle. Ils sont parcourus

par un double courant circulatoire entrant par un canal et sortant par l'autre et admirablement disposé pour favoriser l'accroissement des bourgeons. En effet, pendant un certain temps, le sang arrive du canal sous-endostylaire du parent au canal dorsal du stolon et apporte du sang bien pourvu d'oxygène; puis, au renversement de la circulation, le sang arrive au canal ventral du stolon par les lacunes périnucléaires où il a pu se charger d'éléments nutritifs provenant, quand le parent est à l'état d'embryon, des produits de désagrégation de la réserve nutritive appelée éléoblaste et, quand il est adulte, du chyle qui se déverse immédiatement dans ces lacunes à travers les parois digestives.

A ce stade primitif, chaque segment représentant un bourgeon est donc formé : d'une enveloppe cutanée épidermique, d'une grande vésicule endodermique centrale en forme d'H (**31**, *fig. 4*, *en.*), de deux vésicules périthoraciques latérales formant la paire (*pth.*), d'une petite vésicule péricardique impaire (*pc.*) sous-jacente à la branche droite de l'H, d'une vésicule nerveuse dorsale (*n.*), d'une masse génitale ventrale (*g.*), de deux masses latérales symétriques mésodermiques (*ms.*), et de deux fragments de canaux sanguins, l'un dorsal, l'autre ventral : le tout provenant de la segmentation des organes du stolon. Tous ces organes sont entièrement isolés, sauf l'épiderme, la partie médiane du tube endodermique et les canaux sanguins. Les parties qui restent continues constituent des pédicules qui unissent les bourgeons l'un à l'autre et qui deviennent de plus en plus grêles, car ils grossissent à peine tandis que les bourgeons se développent beaucoup. Les bourgeons, à ce stade, sont orientés perpendiculairement à l'axe du stolon qui les traverse tous du dos au ventre; ils ont la future face ventrale tournée vers l'extrémité distale du stolon, le dos vers sa base proximale, la future bouche vers la face ventrale de la mère, le futur cloaque à l'opposé. Chacun émet par sa face ventrale un pédicule qui l'unit à la face dorsale du bourgeon suivant, et par sa face dorsale un pédicule semblable qui l'unit à la face ventrale du précédent. Ces pédicules sont semblables et formés : d'une enveloppe épidermique, d'un tube endodermique qui fait communiquer les vésicules endodermiques des deux bourgeons qu'il relie, et de deux canaux sanguins maintenant endigués dans une membrane endothéliale et qui pénètrent dans les deux bourgeons. Cela bien établi, le développement de tous les bourgeons étant semblable, nous allons en prendre un et l'étudier séparément.

Ce développement se lit très clairement sur les six schémas ci-joints (**32**, *fig. 1* à *6*) qui représentent autant de stades successifs. Ils montrent tous l'animal par le dos.

1) Les organes (**32**, *fig. 1*) ont à peu de chose près les mêmes rapports que leurs rudiments dans le stolon non segmenté. On remarquera seulement que les branches (*al.*) de l'H de la vésicule endodermique (*en.*) se sont allongées en haut et en bas, et que les deux vésicules périthoraciques (*pth.*) sont venues se placer en arrière de la branche

inférieure de l'H. Dans le rudiment génital (**32**, *fig.* 2, *g.*), on trouve au centre une seule cellule ovulaire (ces cellules s'étant disposées sur une seule file pendant l'allongement du stolon), tandis que la membrane folliculaire a formé une paire de diverticules qui représentent les rudiments d'une paire de testicules.

2) Les branches supérieures de l'H (**32**, *fig.* 3, *al.*) de la vésicule endodermique s'accroissent encore vers le haut, et arrivent au contact; les branches inférieures grandissent aussi et se rapprochent. Celle de droite donne un petit diverticule (*as.*) en dedans et en bas, rudiment du tube digestif.

3) Les deux branches supérieures se fusionnent (**32**, *fig.* 4); les deux vésicules périthoraciques (*pth.*), que l'on peut dès maintenant appeler cloacales, s'ouvrent chacune dans la branche correspondante de la vésicule endodermique que l'on peut dès maintenant appeler pharyngienne; le diverticule digestif s'accroît. Les cellules mésodermiques errantes forment, à la partie inférieure, deux amas symétriques, rudiment de l'éléoblaste.

4) Les deux vésicules cloacales se rapprochent, se soudent et s'ouvrent l'une dans l'autre (**32**, *fig.* 5, *pth.*); le diverticule digestif (*int.*) s'allonge et se différencie en œsophage, estomac et intestin; ce dernier remonte vers le cloaque.

5) Les deux branches inférieures de l'H pharyngien se soudent et s'ouvrent l'une dans l'autre (**32**, *fig.* 6 et 9); le rectum pénètre dans la portion moyenne du cloaque et s'ouvre à son intérieur (*an.*); les cœcums pyloriques se forment par une paire de diverticules de la portion pylorique de l'estomac.

6) Les deux vésicules cloacales, en confluant l'une vers l'autre, constituent maintenant une vésicule cloacale impaire médiane dorsale, et un orifice se perce (*o. cl.*) qui la met en communication avec le dehors. A l'extrémité supérieure se perce la bouche; les deux rudiments de l'éléoblaste confluent pour se fusionner. Le péricarde (*pc.*) s'invagine et forme le cœur.

Nous verrons plus loin, page 200, en parlant du développement, comment se forment les organes génitaux aux dépens du rudiment dont nous avons indiqué la position.

L'animal, à ce moment, a la plupart des organes de l'adulte et dans des rapports à peu près semblables. La comparaison de la figure 6 (**Pl. 32**) avec celles qui représentent la chaîne de profil (**31**, *fig.* 1 et 2) permet de s'en assurer. La cavité pharyngienne est conformée comme chez l'adulte; elle est pourvue d'une bouche, l'endostyle s'est formée *in situ* à la place voulue, et l'organe vibratile s'est formé par un petit refoulement au-dessus du cerveau. Le cloaque est aussi régulièrement conformé : les deux orifices de communication avec la partie inféro-dorsale de la cavité pharyngienne constituent les deux larges stigmates, et la portion de cloison pharyngo-cloacale située entre eux forme la

Pl. 32.

SALPIDA

(TYPE MORPHOLOGIQUE)

Bourgeonnement (*Suite*).

Développement des bourgeons du stolon en individus de la forme agrégée.

al., ailes de l'H du tube endodermique;
an., anus;
cl., cloaque;
d., sinus supérieur ou dorsal du stolon;
en., tube endodermique;
es., estomac;
f., testicules;
g., vésicule génitale formant l'ovaire;
int., intestin;
n., ganglion nerveux;
o. cl., orifice du cloaque;
œs., invagination œsophagienne;
p. c., péricarde;
pth., vésicule périthoracique;
v., sinus ventral ou inférieur du stolon.

Fig. 1. à *6* Stades successifs de développement du bourgeon.

Fig. 1. Un des segments de la figure 4 de la planche précédente vu de face, montrant la disposition du tube endodermique en forme d'H (im. Brooks).

Fig. 2. Les branches de l'H du tube endodermique s'accroissent, les vésicules périthoraciques gagnent la face dorsale de l'extrémité des branches inférieures et la vésicule génitale bourgeonne latéralement les testicules (im. Brooks).

Fig. 3. Les mêmes phénomènes que ceux mentionnés dans la fig. 2, s'accentuent et le tube digestif apparait à l'extrémité de la branche inférieure droite de l'H endodermique (im. Brooks).

Fig. 4. La soudure des branches supérieures de l'H endodermique s'est effectuée et les vésicules périthoraciques poussent un prolongement l'une vers l'autre (im. Brooks).

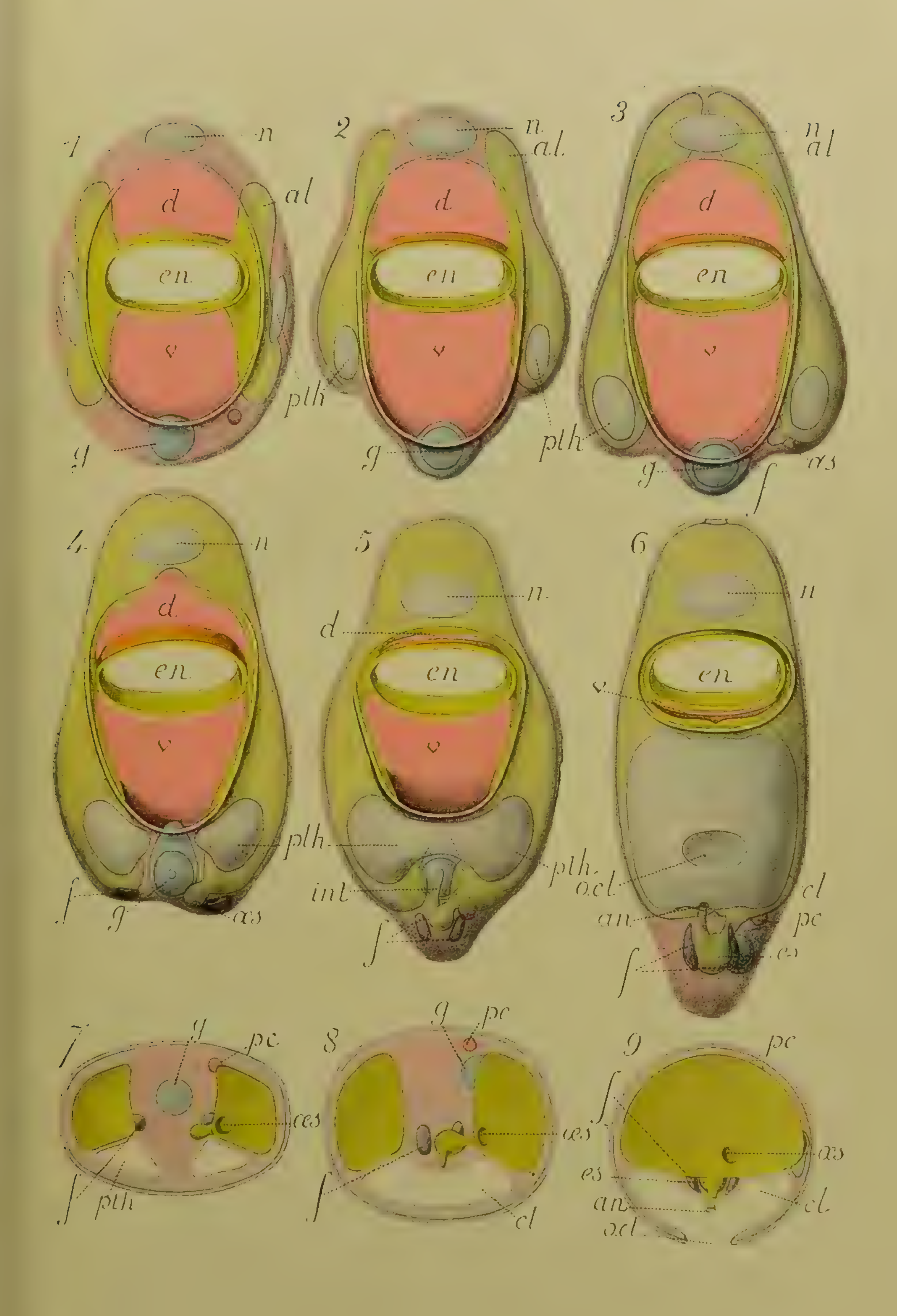
Fig. 5. Les deux vésicules périthoraciques se sont fusionnées pour former le cloaque (im. Brooks).

Fig. 6. Les branches inférieures de l'H endodermique se sont soudées sur la ligne médiane et une ouverture fait communiquer le cloaque avec l'extérieur (im. Brooks).

Fig. 7. Extrémité inférieure de la figure 4, coupée par un plan transversal au niveau des vésicules périthoraciques (Sch.).

Fig. 8. Extrémité inférieure de la figure 5, coupée par un plan transversal au niveau des vésicules périthoraciques (Sch.).

Fig. 9 Extrémité inférieure de la figure 6, coupée par un plan transversal passant par l'ouverture du cloaque (Sch.).


1
n
d
al
en
v
plh
g
2
n
al.
d
en
v
plh
g
3
n
al
d
en
v
plh
g
f
œs
4
n
d.
en
v
plh
f
g
œs
5
n.
d
en
v
plh.
int
f
6
n
en
v
o.cl
cl
an
pc
es
f
7
g
pc
œs
f
plh
8
g
pc
œs
f
cl
9
pc
f
œs
es
an
cl.
o.cl

branchie. Le cerveau, le péricarde, le cœur, le tube digestif, les bandes musculaires qui se sont développées des bandes mésodermiques, tout est pareil, sauf trois choses : 1° à l'extrémité inférieure de la face ventrale est une masse mésodermique dont les cellules engraissées constituent une réserve nutritive, c'est l'*éléoblaste* destiné à se résorber plus tard ; 2° l'animal communique avec ses deux voisins par deux pédicules, un dorsal qui va à la face ventrale du précédent, un ventral qui va à la face dorsale du suivant, et qui contiennent chacun un canal endodermique, en sorte que les cavités pharyngiennes de tous les individus du stolon communiquent ensemble (**32**, *fig. 1* à *6*, *en.*) ; 3° l'animal est traversé par deux sinus sanguins (*d.* et *v.*). Nous avons dans l'esquisse de ce développement laissé de côté ces sinus ; il faut maintenant y revenir, car ils ont une importance capitale physiologique et morphologique. Au début, ils étaient contenus entre les branches verticales de l'H, l'un dorsal (*d.*) au-dessus de la branche transversale, l'autre ventral au-dessous (*v.*). Quand les deux branches supérieures et les deux inférieures se sont soudées, elles ont enfermé ces deux sinus qui, maintenant, traversent de part en part la cavité pharyngienne (**31**, *fig. 2*, *s. d.* et *s. v.*), l'un au-dessus, l'autre au-dessous du prolongement de l'axe du stolon. Ils sont limités l'un et l'autre par une paroi endothéliale complète et ne s'ouvrent nullement dans les cavités pharyngiennes des bourgeons ; ils ne communiquent même nulle part avec leur cavité générale qu'ils traversent et qui est remplie du sang des bourgeons ; ils servent à la nutrition des bourgeons, mais uniquement par des échanges osmotiques.

Déplacement et rotation des bourgeons. — Il semblerait qu'arrivés à ce point les bourgeons n'ont plus qu'à se détacher pour mener une vie indépendante du parent. Il n'en est pas ainsi. Ils ont encore à subir des déplacements considérables, à contracter avec le stolon et entre eux des rapports tout autres, et cela va entraîner dans les rapports de leurs organes des modifications très compliquées. Ces déplacements commencent de bonne heure et, à vrai dire, les bourgeons n'ont jamais la constitution et les rapports que nous avons indiqués dans la description précédente car, en même temps que l'évolution des organes progresse, ces déplacements et rotations lui impriment des modifications que nous devons maintenant expliquer.

Les déplacements sont au nombre de trois :

1° Les bourgeons s'abaissent peu à peu au-dessous de l'axe du stolon (**33**, *fig. 1* à *5*), de telle sorte qu'à la fin ils sont tout à fait au-dessous de lui, par conséquent le pédoncule de liaison des bourgeons entre eux, au lieu de rester au centre des bourgeons, remonte peu à peu vers la partie supérieure de leur corps. Le stolon arrive de la sorte à acquérir une individualité qui lui manquerait sans cela. Tel que nous l'avons décrit, en effet, il se compose seulement de l'ensemble des pédicules de liaison des bourgeons entre eux et se trouve ainsi formé de segments discontinus, tandis que lorsque les bourgeons se sont abaissés au-des-

sous de leurs pédicules, ceux-ci arrivent à former un cordon continu auquel les bourgeons sont simplement appendus.

2° Les bourgeons se portent alternativement l'un à droite l'autre à gauche (**33**, *fig.* 7 à 8) comme des soldats qui alignés sur une seule file se disposent sur deux files par un mouvement bien connu dans leur exercice, ceux de rang impair se portant un peu à droite, ceux de pair un peu à gauche. Mais au lieu de s'aligner comme des soldats deux par deux sur des lignes transversales, ils ne se déplacent pas dans le sens de la longueur du stolon, en sorte que ceux d'une rangée correspondent aux intervalles de ceux de la rangée parallèle. Cette disposition est d'ailleurs préparée dès le début par le fait que les sillons de séparation des segments sur le stolon jeune ne sont pas perpendiculaires à son axe, mais obliques, alternativement dans un sens et dans l'autre.

3e Enfin, par un troisième mouvement, de rotation celui-là, les bourgeons qui jusqu'ici regardaient tous par leur face ventrale l'extrémité libre du stolon (**33**, *fig.* 8), font un demi-tour autour de leur axe sagittal (**33**, *fig.* 9), alternativement ceux de gauche vers la droite et ceux de droite vers la gauche, de manière à tourner tous leur face ventrale en dedans. Dès lors les deux rangées se regardent par la face ventrale.

Les bourgeons s'étant abaissés au-dessous du stolon qui passe rectiligne au-dessus d'eux, rien n'est plus facile que de se représenter ces déplacements sans que le stolon perde son caractère de tige rectiligne continue, le mouvement se faisant aux dépens du pédicule particulier de chaque bourgeon.

Cela est facile, en effet, à se représenter si l'on suppose comme nous l'avons fait que ces déplacements ont lieu successivement et après l'achèvement des bourgeons. Mais il n'en est pas ainsi. Ils se produisent tous ensemble et dès le début de leur développement, lorsque les pédicules qui les rattachent l'un à l'autre s'insèrent encore au milieu de leurs faces dorsale et ventrale. Il nous faut donc maintenant revenir à nos schémas du développement des bourgeons et y introduire (**33**, *fig.* 1 à 5) les modifications que provoquent ces déplacements.

Le mouvement d'abaissement résulte de ce que les parties du corps supérieures au pédicule se développent peu ou point en hauteur, tandis que les autres dimensions prennent un grand accroissement. Le résultat est le même que si le pédicule se transportait effectivement à une place plus élevée.

Le mouvement de déplacement latéral qui détermine l'alignement sur deux files résulte de ce que le pédicule ne se transporte pas directement vers le haut, mais incline, alternativement, pour les individus qui seront à droite vers leur gauche, pour ceux qui seront à gauche vers leur droite.

Voyons avant de passer au mouvement de rotation les effets de ces deux premiers et suivons-les sur un individu de droite vu par la face postérieure. Les phénomènes sont naturellement symétriques pour

Pl. 33.

SALPIDA

(TYPE MORPHOLOGIQUE)

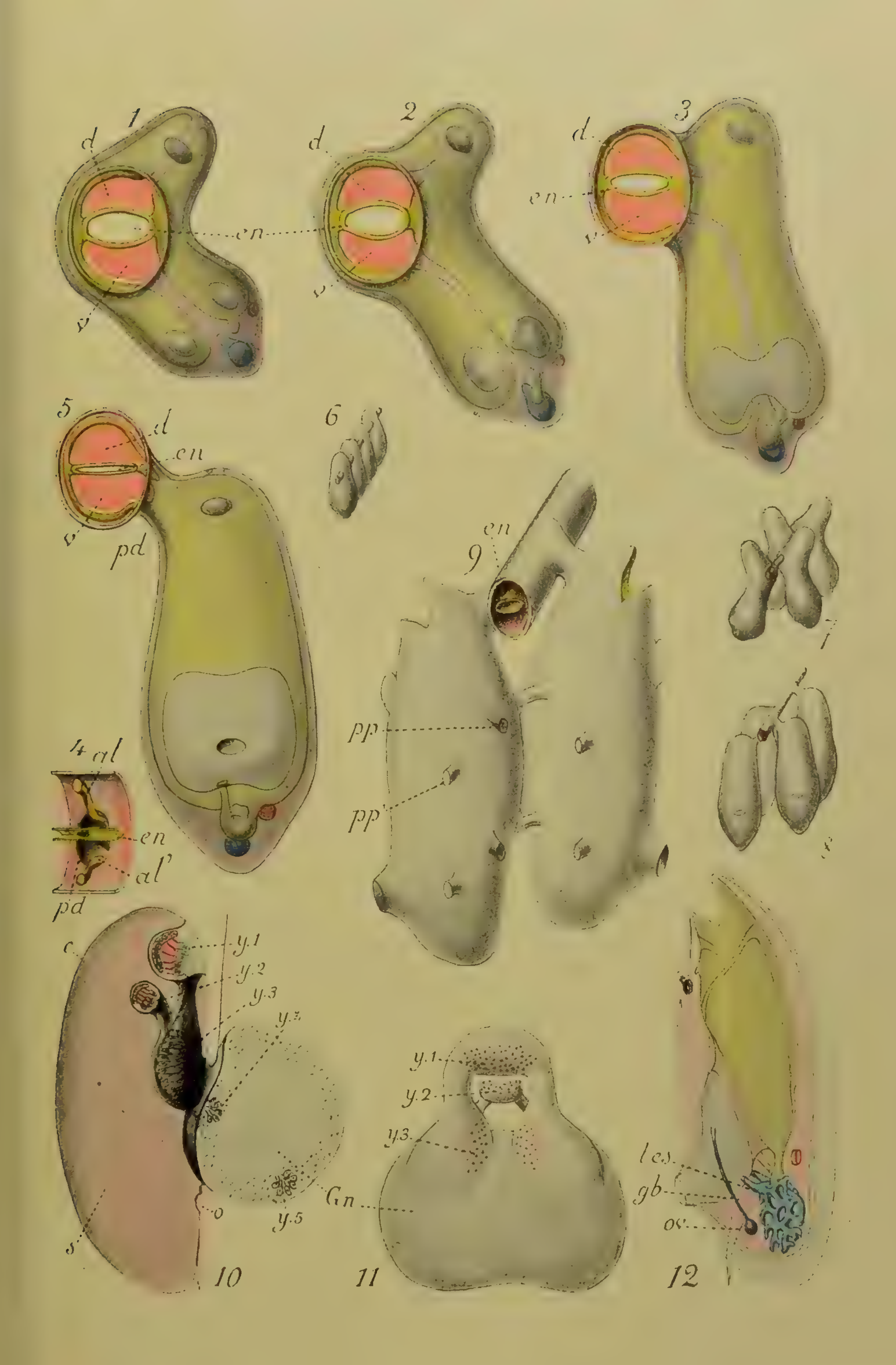
Bourgeonnement.

Développement des bourgeons du stolon en individus de la forme agrégée *(Suite).*

Déplacement et rotation des bourgeons.

al., branche supérieure de l'H du tube endodermique pénétrant dans le pédicule du bourgeon;
al'., branche inférieure de l'H du tube endodermique pénétrant dans le pédicule du bourgeon;
c., paroi du sinus sanguin entourant l'organe visuel;
d., sinus sanguin dorsal ou supérieur du stolon;
en., tube endodermique du stolon;
Gn., ganglion nerveux;
gb., gubernaculum;
o., orifice faisant communiquer le sinus sanguin entourant l'organe visuel avec la cavité générale;
ov., ovaire;
pd., pédicule du bourgeon;
pp., papilles adhésives;
s., sinus sanguin entourant l'organe visuel;
tes., testicule;
v., sinus sanguin ventral ou inférieur du stolon;
y^1, y^2, y^3, etc., les différents centres de l'organe visuel.

Fig. 1 à *5.* Déplacement latéral du bourgeon.
- *Fig. 1.* Stade correspondant à celui représenté pl. 32, fig. 3 (im. Brooks).
- *Fig. 2.* Stade correspondant à celui représenté pl. 32, fig. 4 (im. Brooks).
- *Fig. 3.* Stade correspondant à celui représenté pl. 32, fig. 5 (im. Brooks).
- *Fig. 4.* Coupe sagittale du stolon, montrant la disposition des prolongements endodermiques dans le pédicule du bourgeon (Sch.).
- *Fig. 5.* Stade correspondant à celui représenté pl. 32, fig. 6.
- *Fig. 6.* Disposition des bourgeons le long du stolon si on ne tient pas compte de leur déplacement et de leur rotation (Sch.).
- *Fig. 7.* Disposition des bourgeons le long du stolon quand leur déplacement latéral est arrivé au stade représenté dans la figure 2 (Sch.).
- *Fig. 8.* Disposition des bourgeons le long du stolon quand leur déplacement latéral est arrivé au stade représenté dans la figure 5 (Sch.).
- *Fig. 9.* Disposition des bourgeons après leur rotation et la formation de leurs papilles adhésives (Sch.).
- *Fig 10.* Coupe sagittale du ganglion nerveux et organes visuels d'un individu de la forme agrégée (Sch.).
- *Fig. 11.* Ganglion nerveux et organes visuels d'un individu de la forme agrégée (im. Metcalf).
- *Fig. 12.* Organisation générale d'un individu de la forme agrégée (Sch.).


1
d
en
v
2
d
v
3
d
en
v
5
d
en
v
pd
6
4 al
en
al'
pd
en
9
pp
pp'
7
8
c
y.1
y.2
y.3
y.5
o
s
10
y.1
y.2
y.3
Gn
11
les
gb
os
12

les individus de gauche. En suivant les quatre schémas (**33**, *fig.* 1, 2, 3, 5), on voit que le corps s'incurve d'abord fortement à droite et ne redevient droit que lorsque le stolon a pris sa place définitive. Tous les viscères du bourgeon restent dans son corps, sauf les parties suivantes qui passent dans le stolon :

1° La branche moyenne de l'H de la vésicule pharyngienne, qui formera le tube endodermique du stolon ;

2° Les deux sinus sanguins supérieur (*d.*) et inférieur (*v.*).

Mais ces deux sinus, s'étant trouvés enclavés dans le pharynx par suite de la soudure des branches verticales de l'H au-dessus et au-dessous d'eux, ne peuvent passer dans le stolon sans entraîner avec eux toute la partie de la vésicule pharyngienne située à gauche d'eux. C'est ce qui arrive en effet, mais ces parties comprimées et tiraillées se transforment en simples canaux, tandis que la partie qui reste dans le corps se renfle de manière à occuper tout l'espace laissé libre. On a alors en définitive une petite Salpe normale suspendue à droite et au-dessous du stolon (**33**, *fig.* 5) et rattachée au tube endodermique du stolon par trois canaux, un moyen et deux latéraux, ces derniers contournant le stolon pour venir s'ouvrir au côté opposé du tube endodermique, et tous les trois partant du côté gauche du pharynx.

Le mouvement de rotation qui nous conduit enfin à l'état réel et définitif résulte de ce que, pendant toute la durée de cette évolution, le quadrant du corps qui s'étend de l'endostyle au stolon, c'est-à-dire le quart antéro-latéral gauche des bourgeons de droite et le quart antéro-latéral droit des bourgeons de gauche, se développe peu ou point, tandis que le reste de la circonférence s'accroît, en sorte que, finalement, le pédicule, au lieu de partir de la partie latérale du bourgeon, se trouve inséré à la partie antérieure correspondant à l'endostyle. Par suite de cela, les trois canaux qui vont du tube endodermique du stolon au pharynx aboutissent à l'endostyle.

D'ailleurs cet état ne dure point, car ces canaux ne tardent pas à s'atrophier tout à fait, ainsi que le canal endodermique du stolon, qui se réduit à une simple cloison entre les deux sinus de cet organe.

Formation des papilles adhésives et atrophie du stolon. — Pendant que ces phénomènes s'accomplissent, il se forme à l'extérieur du corps de chaque bourgeon huit grosses papilles adhésives (**33**, *fig.* 9, *pp.* et *pp'.*) destinées à l'unir à ses voisins. Elles sont disposées l'une au-dessous de l'autre par deux, et il y a quatre rangées verticales de deux : une latérale gauche (*pp'.*, une latérale droite, une antéro-latérale gauche (*pp.*) et une antéro-latérale droite. Ces papilles arrivent à se rencontrer d'un bourgeon à l'autre et s'accolent solidement par leurs extrémités libres de manière à les unir ensemble mais sans soudure : les papilles latérales servent à unir les bourgeons à leurs voisins de droite et de gauche de la même rangée, et les antéro-latérales les unissent aux deux voisins de droite et de gauche de la rangée opposée alterne.

Nous avons vu que le stolon, après s'être formé d'abord sous la tunique du parent qui lui forme à l'origine un revêtement complet, arrive à percer son enveloppe tunicale qui ne lui forme plus qu'un long fourreau ouvert au bout. Les bourgeons ne sont donc pas munis d'une tunique venant du parent. Ils s'en forment chacun une individuellement au moyen de leur épiderme. Les papilles adhésives sont formées par des productions de cette tunique; ils sont pénétrés par un prolongement de l'épiderme et de la cavité du corps, mais ces prolongements sont en cul-de-sac et ne vont pas jusqu'au sommet des papilles, en sorte que celles-ci n'établissent aucune communication organique entre les individus.

Pendant ce temps, les bourgeons ayant développé leurs muscles, ouvert leur bouche et leur cloaque, sont devenus aptes à se nourrir par eux-mêmes. Le stolon qui depuis longtemps a cessé de croître commence à s'atrophier et finit par se détruire tout à fait, laissant les deux rangées de bourgeons unies seulement par leurs papilles adhésives.

Il faut bien comprendre que le stolon n'est pas une formation indépendante des bourgeons, les produisant par bourgeonnement latéral et persistant après qu'ils se sont détachés. Il n'a aucune existence individuelle, n'étant formé que par la somme des pédicules qui rattachent les bourgeons les uns aux autres. Quand il s'atrophie, c'est par une régression dans laquelle chaque bourgeon reprend et réabsorbe la partie qui lui appartenait, en sorte que, lorsque les bourgeons se trouvent séparés, il ne reste rien de ce qui les reliait auparavant.

Un autre point à noter, c'est que la segmentation du stolon n'est pas progressive et continue. Il se forme, à intervalles successifs et toujours à sa base, des groupes de segments nés simultanément qui grandiront ensemble, en sorte que le stolon développé se trouve formé de groupes successifs de bourgeons (**31**, *fig. 1*, A, B, C), tous de même âge dans chaque groupe, tandis que les groupes eux-mêmes sont d'autant plus âgés qu'ils sont plus éloignés de la base. Le groupe le plus distal est mûr lorsque le stolon s'est détruit à son niveau. Il se sépare alors en bloc du groupe proximal voisin et se trouve ainsi libre dans la mer.

Il est formé d'une double série de bourgeons rattachés les uns aux autres par leurs papilles adhésives, mais sans stolon ni communication organique entre eux, et qui constitue ce qu'on appelle une *chaîne de Salpes*.

Cette chaîne se meut régulièrement par les contractions des muscles expirateurs de ses membres dont chacun se meut et nourrit pour son compte. Mais comme ils sont tous orientés parallèlement, leurs poussées expiratrices ont une résultante commune assez intense qui détermine la progression de la chaîne. Ces chaînes peuvent se morceler en fragments plus petits, et parfois même il se détache des individus qui continuent à vivre isolément. Bien qu'isolés ces individus n'en sont pas moins morphologiquement des *Salpes agrégées*, car ils ont la structure des individus

associés en chaîne, structure sensiblement différente de celle des individus solitaires étudiés au commencement de ce chapitre, et que nous devons décrire maintenant.

Forme agrégée (blastozoïte).

La forme agrégée (**29**) est en somme fort semblable à la forme solitaire (**33**, *fig. 12*), mais elle en diffère par un certain nombre de particularités caractéristiques que nous devons faire connaître.

La *taille* est à peu près la même.

La *forme* varie avec l'âge. Chez le jeune, l'animal ne touche pas ses voisins et n'est en rapport avec eux que par ses papilles adhésives. Il est alors plus ou moins cylindrique. Mais plus tard, il grossit et se comprimant contre eux, devient aplati sur les faces latérales, arrondi sur le dos qui est libre, plus ou moins caréné sur la face ventrale qui souvent porte une crête s'insinuant entre les deux voisins de l'autre rangée. Sur les faces latérales et ventrale sont les huit paires de papilles adhésives dont nous avons déjà indiqué la disposition en décrivant la formation des bourgeons. La *bouche* est sensiblement plus dorsale ; quant à l'*orifice cloacal*, il est tout à fait dorsal, en sorte que l'axe morphologique est fortement convexe en avant. Le *nucleus* est plus gros et plus saillant. Les appendices n'ont aucune ressemblance obligatoire avec ceux de la forme libre.

Voilà pour les caractères extérieurs. Les caractères histologiques des organes ne présentent aucune différence sensible; mais leur conformation et leurs rapports sont en plusieurs points fortement modifiés.

Les *muscles* (**34**, *fig. 2*) sont moins nombreux et forment un système moins développé. L'*endostyle* et la *branchie* sont généralement moins longs. Dans l'*appareil circulatoire* (**34**, *fig. 1*) on remarque un canal sanguin (d'ailleurs pas plus limité que les autres par un endothélium) se rendant de l'avant-dernier canal sous-musculaire à l'ovaire et plus tard au placenta de l'embryon, situé au côté droit de la voûte du cloaque. Ce canal est destiné à apporter du sang à ces parties qui font une consommation considérable de substances alimentaires.

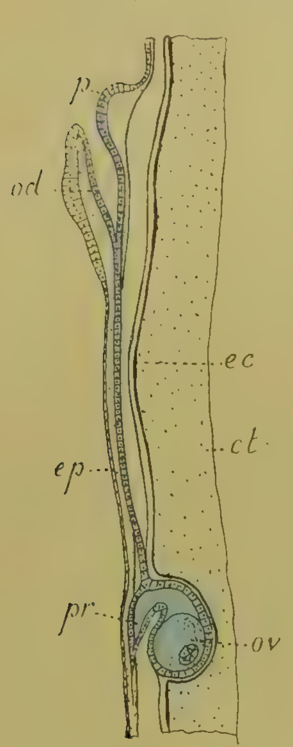
Mais les différences les plus considérables portent sur le système nerveux et sur les organes reproducteurs représentés ici par un ovaire et un testicule, tandis qu'il n'y a aucune trace de stolon bourgeonnant.

Le *ganglion nerveux* (**33**, *fig. 10* et *11*) n'est pas en lui-même très différent de celui de la forme solitaire, mais il le devient par suite de l'annexion d'un appareil de la vision beaucoup plus compliqué. Il n'y a pas moins de huit *yeux* ou surfaces visuelles. Trois d'entre elles sont unies en un bourrelet en forme de fer à cheval situé sur la face dorsale du cerveau comme dans la forme solitaire, mais avec l'ouverture des branches tournée en bas; une quatrième est située dans la concavité du fer à cheval; les quatre autres forment deux paires enchâssées dans le cerveau

où elles font partie de la surface sans déterminer de saillie, l'une à la face dorsale, l'autre à la partie inférieure du cerveau.

L'œil en fer à cheval (y^1) est nettement détaché du cerveau et s'appuie simplement sur lui par le bout de ses branches. Il est logé avec celui compris entre ses branches (y^2), dans un vaste sinus sanguin (**33**, *fig. 10, s.*) saillant à la face dorsale au niveau du cerveau. Ses trois surfaces visuelles sont : une impaire (y^1), située au point où se réunissent les deux branches du fer à cheval et regardant directement en arrière, vers le dehors ; et deux (y^3) paires, situées au bout des branches du fer à cheval et regardant en dedans et en bas vers la surface cérébrale. L'œil situé entre les branches du fer à cheval (y^2) est accolé à l'œil médian du fer à cheval et regarde en arrière et en haut, vers le dehors. Ces quatre surfaces visuelles sont histologiquement constituées comme l'œil unique de la forme solitaire, sauf l'absence d'une couche ganglionnaire entre la couche pigmentaire et celle des bâtonnets. Elles sont innervées par une paire de nerfs qui, venant du cerveau, passent sur le bout des branches du fer à cheval, en dehors de leur surface visuelle à laquelle ils abandonnent de nombreux filets, puis se divisent en deux branches, une pour chacun des deux autres yeux de ce système.

Fig. 149.



L'ovaire et le gubernaculum de *Salpa* (d'ap. Todaro).

ct., tunique ; **ec.**, ectoderme ; **ep.**, paroi du cloaque ; **od.**, oviducte ; **ov.**, ovaire ; **p.**, papille de l'orifice de l'oviducte ; **pr.**, chambre embryonnaire.

Les yeux pairs enchâssés (**33**, *fig. 10*, y^4, y^5) sont beaucoup plus rudimentaires et se montrent formés seulement de quelques cellules à bâtonnet convergeant vers un centre commun ([1]).

L'animal (**33**, *fig. 12*) est hermaphrodite protérogynique et possède un seul ovaire et une paire de testicules.

Les *testicules* (*tes.*) sont représentés par une paire de glandes en tube, ramifiées, située dans le nucleus, l'une à droite, l'autre à gauche, à la surface de l'appareil digestif que ses digitations recouvrent. Elles s'ouvrent séparément dans le cloaque, par une paire de petits pores situés de part et d'autre de l'anus.

L'*ovaire* (*ov.*) occupe, selon l'âge, une place bien différente. Chez le jeune, il est situé dans le nucleus à côté du tube digestif, et un long cordon épithélial appellé *gubernaculum* (*gb.*) et qui correspond morphologiquement à l'*oviducte* le rattache à une papille épithéliale (fig. 149, *p.*) située un peu à droite, à la voûte

([1]) En voyant les figures de Metcalf, à qui nous empruntons ces descriptions, on ne peut se défendre de l'impression que ces deux paires d'yeux pourraient bien être des otocystes dont l'otolithe aurait été dissoute par les réactifs. Ses cellules à bâtonnet seraient les cellules sétigères de l'organe.

Pl. 34.

SALPIDA

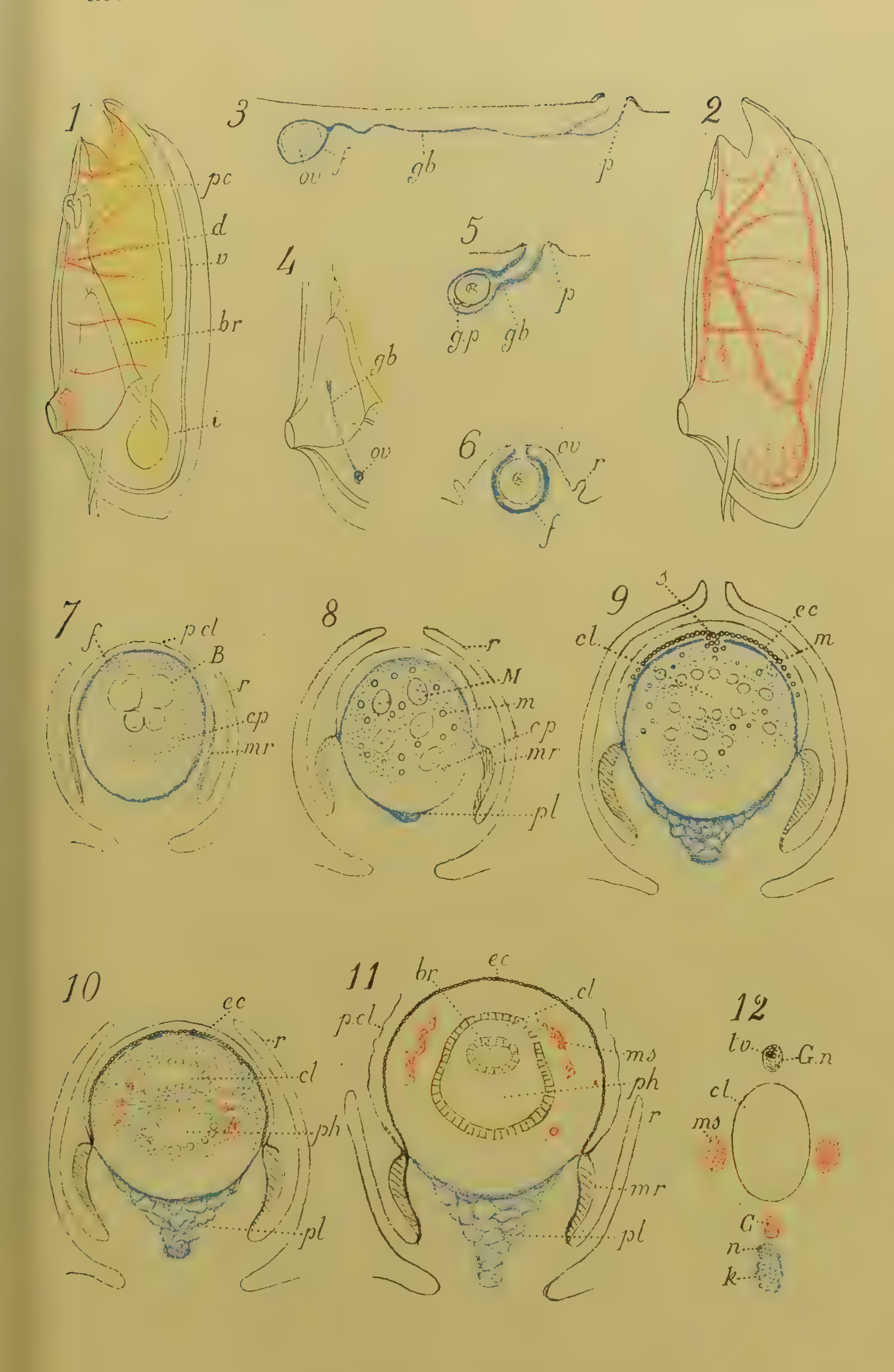
(TYPE MORPHOLOGIQUE)

(*Suite*).

Forme agrégée. Développement de l'œuf.

B., blastomères;
br., branchie;
C., péricarde;
cl., cloaque;
cp., cumulus proligère;
d., point de convergence des faisceaux musculaires;
ec., ectoderme définitif;
f., paroi folliculaire de l'œuf ou ectoderme provisoire;
gb., gubernaculum;
G. n., ganglion nerveux;
g. p., globules polaire;
i., tube digestif;
K., rudiments de l'éléoblaste;
M., macromères;
m., micromères;
m. r., muraille placentaire;
ms., mésoderme;
n., rudiment du cordon nerveux cloacal;
ov., ovaire;
p., papille épithéliale;
pc., gouttière péricoronale;
p. cl., paroi cloacale maternelle;
ph., pharynx;
pl., placenta;
r., repli membraneux de la paroi cloacale;
s., point où les cellules de l'ectoderme définitif franchissent l'ectoderme provisoire;
t. v., tubercule vibratile;
v., région ventrale.

Fig. 1. Disposition du système musculaire chez la forme agrégée (Sch.).
Fig. 2. Disposition générale de l'appareil circulatoire chez la forme agrégée (Sch.).
Fig. 3. Position de l'ovaire et de l'oviducte (gubernaculum), le long de la paroi du cloaque (Sch.).
Fig. 4. Position de l'ovaire par rapport au cloaque (Sch.).
Fig. 5. Ovaire se rapprochant de la papille épithéliale par raccourcissement du gubernaculum et éliminant des globules polaires (Sch.).
Fig. 6. Ovaire en rapport avec la papille épithéliale après la disparition du gubernaculum. Formation du repli circulaire (Sch.).
Fig. 7 à *11.* Stades successifs du développement de l'œuf représentés en coupe transversale.
Fig. 7. L'orifice de la papille épithéliale s'est fermée et le repli circulaire grandit pour former le *sac origère*. La follicule forme un *cumulus proligère* dans lequel l'œuf se segmente et la base de l'enveloppe cloacale s'épaissit pour former la *muraille placentaire* (Sch.).
Fig. 8. Le repli circulaire grandit, la paroi folliculaire se soude suivant une ligne équatoriale au bord supérieur de la muraille placentaire; les cellules folliculaires formant le cumulus proligère sont phagocytées par les macromères et les micromères, et le placenta commence à se former (Sch.).
Fig. 9. Le repli circulaire a achevé son développement; la paroi folliculaire formant l'*ectoderme provisoire* livre passage aux cellules blastodermiques qui s'insinuent entre elles et la paroi cloacale pour former l'ectoderme définitif (Sch.).
Fig. 10. L'embryon en se développant repousse devant lui le repli circulaire; l'ectoderme définitif dont le bord s'est soudé à la muraille placentaire recouvre l'ectoderme provisoire qui disparaît par phagocytose et le cloaque et le pharynx font leur apparition, ainsi que les cellules mésodermiques (Sch.).
Fig. 11. Deux ouvertures symétriques font communiquer le cloaque et le pharynx et délimitent entre elles la branchie, la paroi cloacale maternelle se rompt et l'embryon fait saillie librement dans la cavité cloacale où il est appendu par son placenta et finit en se développant par présenter la forme figurée Pl. 31, *fig.* 5. (Sch.).
Fig. 12. Coupe passant par le ganglion nerveux et le péricarde (Sch.).


1
pc
d
v
br
i
3
ov
f
gb
p
2
4
gb
ov
5
g.p
gb
p
6
ov
r
f
7
f
p cl
B
r
cp
mr
8
r
M
m
cp
mr
pl
9
s
ec
cl.
m
10
ec
r
cl
ph
pl
11
br
ec
p.cl
cl
ms
ph
r
mr
pl
12
tv
G.n
cl.
ms
C
n
k

du cloaque. Ce cordon contourne le cloaque en passant à droite, entre l'ectoderme et l'épithélium cloacal. Chez l'adulte, par suite d'un raccourcissement du gubernaculum (**34**, *fig.* 3 à 6), l'ovaire est entraîné jusqu'auprès de la papille épithéliale et se trouve être ainsi contenu dans la voûte du cloaque où il détermine une petite saillie. Il n'est d'ailleurs composé au début que d'un seul œuf contenu dans un follicule épithélial (*f.*) d'où part le gubernaculum.

La *physiologie* individuelle de l'animal diffère peu de celle de la forme solitaire, sauf bien entendu en ce qui concerne la reproduction. Les individus sont orientés obliquement par rapport à l'axe commun de la colonie qui nage lentement sous la poussée de la résultante commune aux impulsions venant de ses membres. Parfois, il y a une *phosphorescence* localisée, comme chez la forme solitaire, dans le nucleus.

L'œuf se développe le premier en un embryon qui subit toute son évolution appendu à la voûte cloacale par un placenta et s'échappe finalement par le cloaque sous la forme d'une jeune Salpe solitaire. Alors seulement les testicules entrent en maturation et déversent leurs produits qui s'échappent par le cloaque pour féconder les œufs d'autres individus.

Tous les individus d'une même chaîne étant de même âge, sont tous aussi au même degré de développement sexuel, portant tous un embryon au même degré d'avancement, ou tous privés d'embryons et en état de maturité sexuelle mâle plus ou mois avancée.

Parfois, la chaîne se scinde en deux parties ou même des individus isolés se détachent. Ce fait est peut-être dû à ce que, en grossissant, l'animal tend à écarter ses voisins et finit par faire céder ses papilles adhésives et se détacher. Ces individus isolés vivent aussi bien que ceux qui sont restés unis; leurs papilles s'atrophient, mais par tous leurs autres caractères, ils restent des représentants de la forme agrégée.

Développement.

Phénomènes qui précèdent le développement. — Bien que nous ayons déjà indiqué les phénomènes relatifs à la formation et aux migrations des glandes sexuelles en étudiant l'évolution du stolon et la forme agrégée adulte, il est nécessaire, pour que l'histoire compliquée du développement soit parfaitement claire, de remonter à leur toute première origine et de suivre l'œuf, sans interruption, jusqu'à la fin de son développement.

Il faut bien remarquer que la première origine des éléments sexuels se trouve dans la forme solitaire dite asexuée et dès un âge où celle-ci est à l'état d'embryon, encore rattachée à la forme agrégée qui l'engendre.

Sur les embryons d'individus solitaires, fixés par leur placenta au cloaque des individus agrégés, on trouve, au moment où le stolon commence à se montrer sous la forme d'une toute petite protubérance encore sous-tunicale, en avant du nucleus et du péricarde et au-

dessus de l'éléoblaste, un petit amas de cellules mésodermiques qui constitue le rudiment germinal. Ce rudiment s'avance vers le stolon dans lequel il pénètre (**31**, *fig. 3*, *g.*). Formé d'abord de cellules toutes semblables, il se différencie bientôt en deux couches : une périphérique de petites cellules folliculaires enveloppantes et une centrale de grosses cellules germinales femelles. C'est sous cet état qu'on le trouve dans le stolon non segmenté. Mais bientôt les cellules germinales grossissent, se placent à la file et, dans le stolon segmenté, on trouve dans chaque segment (**31**, *fig. 4*, *g.*), une seule grosse cellule ovalaire, entourée d'une couche de petites cellules folliculaires ([1]).

Pendant le développement des individus agrégés aux dépens des segments du stolon, on voit dans chacun de ceux-ci l'ovule primitif grossir et l'enveloppe folliculaire former trois diverticules. Deux de ces diverticules (**32**, *fig. 3* à *6*, *f.*) sont pairs et latéraux et se transforment en une paire de testicules entièrement séparés l'un de l'autre et de l'ovaire, et s'ouvrant au fond de la cavité cloacale à droite et à gauche de l'anus. Le troisième diverticule (*g.*), impair médian et dorsal, s'allonge en un cordon cellulaire plein, très mince, qui s'insinue dans la cavité générale, entre l'épiderme et la paroi interne du cloaque, du côté droit de l'animal. Il atteint ainsi la partie droite de la voûte du cloaque où il se termine à une papille épithéliale développée en ce point, aux dépens de l'épithélium cloacal. Les organes génitaux femelles de la forme agrégée sont donc formés à ce moment d'un ovaire réduit à un seul ovule primitif entouré d'une enveloppe folliculaire qu'il remplit et d'un cordon cellulaire représentant un oviducte imperforé.

Les organes femelles commencent les premiers à entrer en activité. On voit alors les cellules du cordon représentant l'oviducte se séparer les unes des autres et se disposer sur plusieurs rangs, de manière à dessiner un canal perforé qui, forcément, est beaucoup plus court que le cordon primitif. Aussi l'œuf se trouve-t-il attiré vers l'ouverture de l'oviducte. Ce raccourcissement s'accentue de plus en plus par le fait que le follicule (**34**, *fig. 6*, *f.*) se développe aux dépens de l'oviducte en accaparant une partie de ses cellules, en sorte qu'à la fin celui-ci se trouve réduit à un canal extrêmement court s'ouvrant au sommet de la papille épithéliale. Ce canal sert seulement à l'arrivée des spermatozoïdes; l'œuf n'est pas pondu; il se développe dans la cavité qu'il occupe jusqu'au presque entier achèvement de l'animal qui naît de lui.

La fécondation a lieu après l'expulsion des globules polaires, non par les spermatozoïdes du même individu, qui ne sont pas mûrs à ce moment, l'hermaphroditisme étant proterogynique, ni même par ceux d'un individu de la même chaîne, tous les membres d'une même chaîne

[1] Dans certains Salpes (*Jasis cordiformis-zonaria*), plusieurs ovules restent dans chaque follicule et plusieurs embryons se développent concurremment chez l'individu agrégé.

étant de même âge, mais par ceux d'une chaîne plus âgée. Aussitôt après la fécondation, l'orifice de l'oviducte se ferme et la paroi épithéliale du cloaque (**34**, *fig.* 7, *p. cl.*) recouvre ininterrompue l'œuf qui va se développer.

Membranes protectrices. — L'embryon en se développant grossit sur place et soulève l'épiderme cloacal; en outre, autour de la base de ce renflement, l'épiderme cloacal se soulève en formant un repli circulaire à deux lames (**34**, *fig.* 6, *r.*) qui monte autour de l'œuf (**34**, *fig.* 7 et 8, *r.*) et bientôt l'enveloppe dans un sac à double paroi (**34**, *fig.* 9) que nous appellerons le *sac ovigère* [1]. Ce sac ne se ferme pas tout à fait. Il se prolonge au sommet en une petite cheminée par laquelle l'eau a accès à la paroi cloacale primitive. Ainsi, quand toutes ces parties sont développées, on trouve, en allant de dehors en dedans, huit parties : 1° la lame externe du sac ovigère; 2° un espace très mince communiquant avec la cavité générale du parent; 3° la lame interne du sac ovigère; 4° la cavité du sac ovigère communiquant avec la cavité cloacale du parent et où l'eau de mer a accès; 5° la paroi épithéliale du cloaque; 6° un espace virtuel dépendant de la cavité générale du parent; 7° la membrane folliculaire; 8° l'embryon.

A sa base, l'enveloppe cloacale (n° 5), au lieu de rester mince comme les autres, s'épaissit fortement et forme un anneau rigide que l'on appelle la *muraille placentaire* (**34**, *fig.* 8, *mr.*).

Formation des feuillets. — La segmentation a lieu à l'intérieur de la membrane folliculaire. Elle est égale jusqu'à la formation des quatre ou des huit premiers blastomères, puis donne lieu à la formation de micromères et de macromères. Pendant qu'elle s'effectue les cellules folliculaires se multiplient activement et produisent : 1° un agrandissement du follicule dont la cavité devient beaucoup plus vaste que l'œuf (**34**, *fig.* 7); 2° une sorte de *cumulus proligère* (**34**, *fig.* 8, *c.p.*) formé d'un amas de cellules folliculaires attaché en un point de la paroi et saillant dans la cavité qu'il ne remplit pas tout entière. C'est dans ce cumulus que l'œuf se segmente. Les blastomères se trouvent donc mêlés aux cellules folliculaires du cumulus (*M.* et *m.*) et une active phagocytose se produit par laquelle les blastomères, principalement les macromères, attirent les éléments du disque proligère dans leur cavité et les digèrent. Mais cette destruction par phagocytose est lente à s'achever. Pendant longtemps on trouvera des éléments folliculaires mêlés aux cellules dérivées de l'œuf et entraînés par elles dans les divers points de l'embryon, même dans les membranes épithéliales. Ce n'est qu'à la

---

(1) Les Salpes pourvues d'un sac ovigère (*Salpa maxima*, *S. fusiformis*, *S. punctata*, etc.) sont appelées *thécogones*; mais il en est d'autres, formant le genre *Thalia* (*Salpa democratica mucronata*) où ce sac ne se développe pas, et qui sont pour cela appelées *gymnogones*. Chez *S. fusiformis*, d'après Heider, les membranes folliculaires et cloacale se détruiraient de bonne heure, en sorte que l'ectoderme est à nu dans le sac ovigère.

fin du développement que, les cellules folliculaires ayant toutes disparu, l'embryon se trouvera formé exclusivement d'éléments dérivés de l'œuf.

A la fin de la segmentation, l'œuf se montre donc formé d'une masse d'éléments blastodermiques entremêlés aux éléments folliculaires du disque proligère, le tout entouré de la paroi continue du follicule qui joue le rôle d'*ectoderme provisoire* et en a reçu le nom. A ce moment, des cellules blastodermiques se portent vers le point d'attache (*s.*) du cumulus proligère à la membrane folliculaire, écartent les éléments qui s'opposeraient à leur passage et s'insinuent entre l'ectoderme provisoire et l'enveloppe protectrice formée par l'épithélium cloacal maternel. Ils s'étendent peu à peu dans cet espace et finissent par former à l'embryon une nouvelle enveloppe épithéliale continue qui est son *ectoderme définitif*. L'ectoderme provisoire folliculaire se trouve ainsi renfermé dans l'embryon où ses cellules dissociées subiront peu à peu le sort de leurs sœurs du disque proligère et serviront de nourriture aux cellules issues de la segmentation.

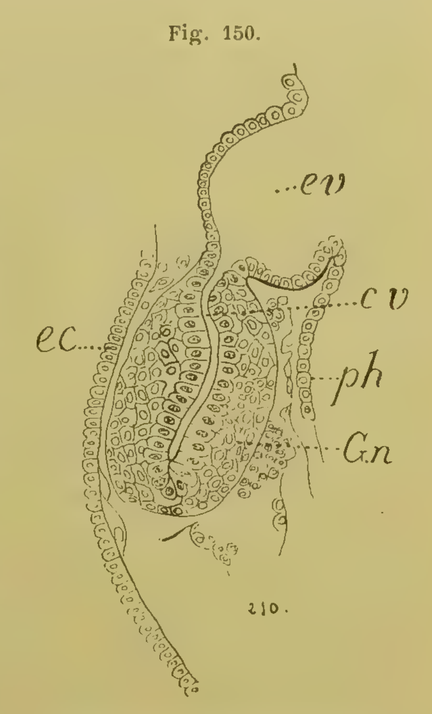
Formation du placenta. — Cependant l'ectoderme définitif (**34**, *fig. 10*, *ec.*) ne se complète pas tout d'abord. Il s'arrête au bord libre de la muraille placentaire, et, dans l'espace limité par cette muraille, l'enveloppe propre de l'embryon reste formée par une lame de l'ectoderme provisoire folliculaire qui se soude elle aussi au bord libre de la muraille placentaire. Cette lame s'épaissit fortement et développe, à la face tournée vers le parent, un bourgeon cellulaire qui se creuse et se transforme en un gros champignon de tissu caverneux, le *placenta* (*pl.*), qui baigne dans le sang du parent. Cette structure caverneuse résulte de ce qu'une partie de ses cellules se sont désagrégées et se sont mêlées, en qualité de globules sanguins, aux globules maternels qui circulent dans le réticulum. Ce placenta, ainsi traversé par le sang maternel et en contact direct par sa base avec l'embryon dont il forme la paroi basilaire, est admirablement disposé pour servir à la nutrition de ce dernier. La nutrition d'ailleurs n'a pas lieu par passage direct du sang de la mère dans l'embryon, car la voûte du placenta est continue et imperforée ; elle n'a guère lieu non plus par osmose; elle se fait principalement par la substance même des cellules placentaires qui se chargent d'éléments nutritifs dans le placenta et tombent peu à peu dans la cavité générale de l'embryon.

Orientation de l'embryon. — Nous pouvons dès maintenant orienter notre embryon et dire comment, une fois formé, il sera disposé par rapport à la mère. Cela facilitera les descriptions en nous permettant d'employer les expressions haut et bas, avant et arrière, droite et gauche, rapportées d'ailleurs comme toujours à l'embryon lui-même placé dans la position morphologique. Son placenta correspond à sa face ventrale et le pôle opposé à sa face dorsale; ses extrémités supérieure et inférieure, non encore distinctes en elles-mêmes l'une de l'autre, sont reconnaissables à ce qu'elles sont dirigées comme celles du parent. Ainsi l'embryon est fixé

par sa face ventrale à la voûte du cloaque maternel, l'extrémité supérieure vers la bouche de celle-ci, l'inférieure vers l'orifice cloacal. Il en résulte qu'en laissant la mère dans la position morphologique, l'embryon se trouve lui aussi dans la position morphologique avec cette seule différence qu'on le voit par la gauche ou par la face ventrale quand on observe celle-ci du côté droit. Ces rapports ne sont pas absoluments rigoureux.

Cloaque, cavité pharyngienne et branchie. — Le cloaque (**34**, *fig. 9, cl.*) apparaît le premier, sous la forme d'une fente qui se forme par déhiscence à la partie dorsale du corps, entre les cellules qui prennent autour d'elle une disposition épithéliale. La cavité pharyngienne (**34**, *fig. 10, ph.*) se forme de la même manière, bientôt après, mais elle s'agrandit rapidement en une cavité beaucoup plus spacieuse que le cloaque. Deux diverticules droit et gauche, symétriques de la cavité cloacale, s'avançant vers la cavité pharyngienne, établissent entre ces deux organes une double communication (**34**, *fig. 11*) représentant les deux trémas morphologiquement primitifs, mais qui resteront uniques. La lame de tissu qui reste entre les deux trémas constitue le rudiment de la branchie. Les cellules qui tapissent les cavités pharyngienne et cloacale se déterminent par cela même comme éléments endodermiques (sauf les cellules d'origine folliculaire, çà et là mêlées à elles et destinées à disparaître) ; les autres constitunet le mésoderme. Cela n'empêche pas, d'ailleurs, qu'il puisse se former d'autres organes endodermiques par bourgeonnement de cet endoderme primitif, et nous allons voir que cela a lieu effectivement pour le système nerveux et le tube digestif.

Fig. 150.



Développement du ganglion nerveux et du canal vibratile de *Salpa* (d'ap. Salensky).

c. v., canal vibratile; **ec.**, ectoderme; **ev.**, entonnoir vibratile; **G. n.**, ganglion nerveux; **ph.**, paroi du pharynx.

Ganglion nerveux et glandes annexes (fig. 150). — A la partie supérieure de la cavité pharyngienne se forme, du côté dorsal, par refoulement de l'épithélium endodermique du pharynx, un petit diverticule en doigt de gant (*c. v.*). Les cellules de ce diverticule foisonnent beaucoup et fournissent ainsi les éléments du *ganglion nerveux* (*G. n.*), et lui-même, garni de cils vibratiles à son entrée dilatée en entonnoir (*e. v.*), représente à ce moment l'*organe vibratile* des Tuniciers dans ses rapports habituels. Mais plus tard, sa portion intranerveuse se détruit et il se réduit à un court cul-de-sac situé au-dessus du ganglion, tel que nous l'avons vu chez l'adulte, sans rapports intimes avec le ganglion qu'il a servi à former. Le ganglion est d'abord accolé à la paroi pharyngienne (*ph.*). Bientôt, il s'en détache, mais l'épithélium

lui reste attaché en deux points symétriques. En ces deux points il est donc entraîné par le ganglion et forme deux invaginations qui sont le point de départ des *glandes sous-neurales* dont nous avons parlé chez l'adulte.

Organes mésodermiques. — Les éléments mésodermiques se trouvent à ce stade former deux catégories : les uns se sont dissociés pour devenir des globules sanguins dans la cavité générale, les autres se sont groupés autour de la vésicule cloaco-pharyngienne et dessinent une large et épaisse bande verticale qui s'attache à l'ectoderme seulement le long de la ligne médiane dorsale et qui, dans le reste de son étendue, est libre dans la cavité générale, dans le plan sagittal du corps. Dans cette bande on peut distinguer plusieurs masses qui représentent déjà le premier rudiment des organes mésodermiques. Sur les côtés sont deux masses (**34**, *fig. 12, ms.*) formant la paire, qui sont les rudiments des muscles annulaires du corps. Au-dessous de la vésicule pharyngienne, un petit amas arrondi représente le *péricarde* (*C.*), qui bientôt s'isolera, se creusera d'une cavité et formera le *cœur* par le procédé habituel d'invagination.

Enfin, vers le bas, se trouve une grosse masse divisée en deux parties superposées, qui représente les éléments non épidermiques de la queue de la larve urodèle ordinaire des Tuniciers. Mais ici, il n'y a pas de larve libre, la queue n'est point utile et ne se forme pas, et, de ces deux rudiments, l'un, situé au-dessous du péricarde, correspondant au cordon nerveux caudal (*n.*), ne se développera pas et se détruira même bientôt, l'autre placé au-dessous du précédent, se développera beaucoup au contraire, mais sous la forme d'une grosse gibbosité obtuse, saillante à l'extrémité inférieure de la face ventrale et que l'on nomme l'*éléoblaste* (*k.*). Cet éléoblaste formé d'abord de cellules mésodermiques indifférentes va se transformer en un parenchyme aréolaire à éléments irréguliers qui se chargeront de substances graisseuses. Plus tard, quand l'embryon aura conquis sa liberté, ces réserves se consommeront en servant à assurer l'alimentation du petit animal en attendant qu'il ait acquis tous les moyens de s'alimenter suffisamment par lui-même. C'est donc, morphologiquement, le représentant de la queue, physiologiquement, un organe de réserve. Au-dessus de cet éléoblaste, un petit groupe de cellules mésodermiques représente le *rudiment génital* du stolon.

Tube digestif. — Le tube digestif se forme de toutes pièces, mais un peu tard, par un bourgeonnement qui part du fond de la vésicule pharyngienne et donne naissance à ses différentes parties. L'intestin va s'ouvrir dans le cloaque.

Bouche et orifice expirateur. — Le cloaque se met en communication avec l'extérieur à la face dorsale par un orifice impair médian ; à l'extrémité supérieure, la bouche se forme par une invagination stomodæale. L'enveloppe cloacale (n° 5) (**34**, *fig. 11*, *p. cl.*) s'est détruite, ne laissant que sa base épaissie qui forme la muraille (*mr.*) du placenta sur laquelle

s'insèrent l'ectoderme définitif qui entoure tout le corps sauf à la base et le placenta (*pl.*) qui ferme à la base la cavité du corps. A ce moment, l'ectoderme se détache de la muraille, se porte en dehors d'elle et du placenta et, s'avançant en avant de ces organes, les englobe dans le corps où ils se désagrégeront et subiront le sort d'éléments nutritifs (**31**, *fig.* 5). L'embryon, qui a beaucoup grossi, a dilaté le sac embryonnaire et s'est développé dans la cavité cloacale du parent, hors de son sac qui n'entoure plus que son placenta, et le stolon lui-même commence à se montrer nous avons vu comment.

L'embryon est maintenant achevé, il n'a plus qu'à se détacher du parent et sortir par le cloaque pour constituer une jeune Salpe solitaire, libre, semblable à celle qui nous a servi de point de départ (¹).

(¹) Il s'en faut de beaucoup que les observateurs soient d'accord, même sur les points les plus importants du développement des Salpes et, après avoir décrit ce développement conformément aux opinions qui nous ont paru les plus probables, nous devons faire connaître celles qui en diffèrent. Passons en revue les points les plus importants sur lesquels portent les divergences.

1. *Rôle des cellules folliculaires, calymnocytes, gonoblastes.* — Les cellules folliculaires du disque proligère, appelées par Salensky *kalymnocytes* et par Korotneff *gonoblastes*, sont au début beaucoup plus petites que les blastomères et faciles à distinguer de ceux-ci. Mais, à mesure que la segmentation avance, les caractères distinctifs s'atténuent de plus en plus et la confusion devient très facile. Cette confusion a été la cause de graves divergences d'opinion, chaque observateur attribuant un rôle différent aux calymnocytes dans la formation de l'embryon. Salensky admettait qu'ils le formaient complètement, les blastomères ne jouant qu'un rôle transitoire; l'embryon ne dérivait donc pas de l'œuf, mais du follicule, d'où le nom de *bourgeonnement folliculaire* donné à son développement. Brooks croit, au contraire, que l'embryon n'est formé à la fin que d'éléments blastodermiques, mais il admet que son ectoderme, et la plupart de ses organes, avec leur forme et leurs rapports, sont constitués d'abord par les calymnocytes auxquels se substituent ensuite peu à peu les blastomères restés jusque-là inactifs dans la cavité générale. Il propose pour un si étrange processus l'explication suivante. A l'origine du développement phylogénétique, l'embryon aurait été formé par les blastomères, seuls actifs dans le processus embryogénique; mais les calymnocytes passivement entraînés avec eux auraient ainsi *appris* à construire l'embryon; plus tard, une cause quelconque ayant produit un retard dans l'évolution des blastomères, les calymnocytes auraient commencé seuls l'édification des organes.

L'interprétation de Brooks, si elle se vérifiait, serait fatale à la conception d'un *plasma germinatif* distinct du plasma somatique au sens de Weismann.

On pourrait discuter cette explication plus ingénieuse que solide si la question de fait était tranchée dans le sens de Brooks. Mais il s'en faut qu'il en soit ainsi.

Metcalf [97], il est vrai, confirme les observations de Brooks; mais d'après Heider [93, 94, 95], les blastomères seuls formeraient les organes, dès le début, et Brooks aurait partout pris pour calymnocytes des cellules issues de la segmentation.

Korotneff [94, 95] semble avoir mieux interprété les phénomènes en montrant que les blastomères ont seuls un rôle actif dans la formation des organes, mais qu'ils restent longtemps mêlés aux calymnocytes qu'ils entraînent partout avec eux, en sorte qu'on rencontre des cellules folliculaires mêlées aux blastomères même dans les épithéliums réguliers. Mais finalement les blastomères restent seuls après avoir mangé, peu à peu, tous les éléments folliculaires. C'est cette opinion que nous avons admise.

Korotneff ne veut pas que les globules que l'on rencontre dans les macromères soient des cellules folliculaires absorbées par phagocytose. Ce seraient pour lui des masses vitellines, et la phagocytose n'aurait lieu que plus tard par les cellules ectodermiques. Mais cette opinion

Remarques générales. — Ce développement embryonnaire diffère plus de celui des autres Tuniciers que les Salpes adultes ne diffèrent du type habituel de cette classe. Presque toujours, en effet, l'œuf donne naissance à une larve pourvue d'une puissante queue locomotrice qui diffère par de nombreux traits d'organisation de la forme qui résultera de ses transformations. Cette différence trouve son explication dans le fait que l'œuf n'est pas pondu et se développe dans une cavité où il est baigné par le sang maternel qui lui apporte les éléments nécessaires à son accroissement. Grâce au placenta, l'embryon ne quitte la mère que déjà pourvu de tous les organes et moyens de subsistance de l'adulte; aussi n'a-t-il pas besoin des organes provisoires qui caractérisent la larve libre dans les autres types.

Considérée dans son ensemble l'évolution de la Salpe est un type parfait de *métagénèse* ou de *génératoin alternante*. Il y a, en effet, deux formes distinctes dont l'une engendre l'autre par voie sexuelle, provenant elle-même de celle-ci par bourgeonnement. On a cependant cherché à interpréter les choses autrement en se fondant sur ce que l'œuf de la forme agrégée n'est pas formé par elle, mais lui a été confié tout formé par la forme solitaire qui en est le vrai parent; en sorte que la forme solitaire serait en réalité la femelle, tandis que la forme agrégée serait un mâle ayant reçu en simple dépôt un œuf qui ne lui appartient pas, avec charge de le nourrir et de le conduire jusqu'à l'éclosion. Dès lors, il n'y aurait pas métagénèse mais simplement dioïcité avec dimorphisme sexuel. Mais cette interprétation n'est pas admissible car, dans les formes

semble inacceptable. En somme, les calymnocytes sont des *cellules du testa* à évolution un peu particulière.

Placenta. — Korotneff ne parle pas de *muraille placentaire;* il décrit le *placenta* comme formé par une couche moyenne d'ectoderme définitif doublé d'une couche d'ectoderme provisoire en dehors et d'une couche de calymnocytes en dedans. Heider attribue au *placenta* une origine exclusivement ectodermique et croit que le bourgeon placentaire, d'origine folliculaire, se détruit tout entier pour former des globules sanguins. Nous avons suivi, en la modifiant quelque peu, d'après Korotneff, l'opinion de Brooks.

Système nerveux. — D'après Brooks, Heider et Korotneff, le ganglion se formerait d'un amas d'éléments mésodermiques dans lequel pénétrerait secondairement un diverticule pharyngien. L'opinion que nous avons suivie est celle de Metcalf, qui a spécialement étudié ce sujet.

Cloaque. — Il y a encore bien des divergences de détail, mais une tout à fait capitale est celle qui est relative à l'origine du cloaque. Heider le fait provenir d'une invagination ectodermique basilaire; Brooks assure qu'il se forme d'une paire d'invaginations symétriques se faisant au voisinage du pôle libre de l'embryon, dans la membrane folliculaire jouant le rôle d'ectoderme provisoire. Nous avons suivi l'opinion de Korotneff qui attribue l'invagination si nette dessinée par Heider à un stade où, l'ectoderme n'étant pas formé, il ne saurait être question d'invagination ectodermique.

Heider décrit aussi une paire d'invaginations ectodermiques basilaires très vastes à laquelle il fait jouer un rôle dans la formation du mésoderme. Mais Korotneff considère cela comme une simple fente sous-ectodermique sans signification importante.

Ainsi nous avons partout dû faire un choix entre des opinions contradictoires, et nous ne pouvons pas répondre que les recherches ultérieures ne viendront pas montrer le bien fondé de celles que nous avons cru devoir rejeter.

dioïques, dimorphes ou non, les deux sexes proviennent l'un et l'autre directement de l'œuf, tandis qu'ici la forme dite mâle est bourgeonnée par la femelle. En outre, le rudiment du testicule se trouve aussi bien que celui de l'ovaire dans la forme solitaire, en sorte que, pour être logique et aller jusqu'au bout dans la voie où l'on s'engage, il faudrait dire que la forme solitaire est seule sexuée, hermaphrodite, la forme agrégée étant non un mâle, mais une forme neutre réduite à l'état de nourrice chargée de produits sexuels qui ne lui appartiennent pas. Mais ne voit-on pas que cette manière d'envisager les choses accorde trop d'importance à un trait accessoire, le plus ou moins de différenciation des organes sexuels au moment où la forme bourgeonnée prend naissance. Quel que soit ce degré de différenciation, en allant au fond des choses, il faut reconnaître que toujours la lignée des éléments sexuels remonte jusqu'à l'œuf fécondé et a, par suite, son point de départ dans la première forme issue de l'œuf fécondé.

Il y a donc polymorphisme si l'on veut, mais aussi métagénèse. D'ailleurs, ce sont là des questions sans intérêt, et il vaudrait bien mieux s'attacher à rechercher les causes actuelles de faits sur lesquels on est d'accord que passer son temps en discussions oiseuses sur les catégories subjectives auxquelles il convient de les rattacher.

L'ordre des *Salpida* se divise en deux sous-ordres :

Salpidæ: formes normales ayant les caractères de l'ordre ;

Octacnemidæ: formes anormales des grands fonds, très surbaissées, octoradiées, à branchie formant une lame continue et paraissant imperforée.

1er Sous-Ordre

SALPIDÉS. — *SALPIDÆ*

[*Salpidæ* (Forbes)]

Le type morphologique du sous-ordre est le même que celui de l'ordre.

GENRES

Salpa (Forskål) (fig. 151). C'est le genre même qui nous a servi de type morphologique pour l'ordre entier des Salpida. Il est caractérisé génériquement, au sens étroit, par son tube digestif contourné dans l'étroit espace du nucleus, et par son embryon unique protégé par un sac ovigère (*Salpes thécogones*) (2 à 30cm; toutes les mers, principalement les mers chaudes).

Fig. 151.

Forme agrégée de *Salpa pinnata* (d'ap. Brooks).

Mentionnons ici la présence remarquable chez *S. fusiformis* d'un Cténophore parasite, le *Gastrodes* (Korotneff) (*G. parasiticum* Korotneff), qui se tient dans la tunique, la face orale au contact de l'épiderme.

Genres voisins :

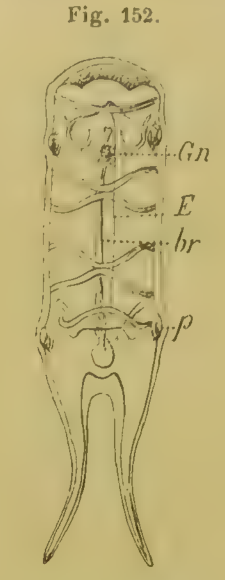
Thalia (Blumenbach) est un simple sous-genre créé pour *S. democratica-mucronata*, caractérisé par son embryon unique sans sac ovigère (*Salpes gymnogones*) (0,5 à 1,5cm; Méditerranée, Océan Indien, Pacifique, Atlantique, mer du Nord, etc.);

Jasis (Savigny) a été aussi séparé de l'ancien genre Salpa, mais pour les espèces où la forme agrégée porte à la fois plusieurs embryons à des stades différents de développement (2 à 17cm; Atlantique, Océan Indien, Pacifique, Méditerranée).

Cyclosalpa (de Blainville) diffère de Salpa par l'absence de nucleus, l'intestin, au lieu de se contourner dans la région inférieure du corps, s'allongeant le long de la branchie et allant s'ouvrir à l'extrémité supérieure du cloaque (1). En outre, les chaînes d'individus agrégés ont une forme circulaire (1,5 à 2,5cm; Atlantique, Pacifique, Méditerranée).

Pegea (Savigny) (fig. 152 et 153) a un nucleus comme *Salpa*, mais se distingue de tous les autres genres par un caractère particulier de la branchie (fig. 154). Les bandes ciliées, au lieu de rester superficielles, plongent à leur extrémité supérieure dans une sorte de poche formée par une invagination de la paroi branchiale; elles tapissent le plancher de la poche, mais non sa voûte. Ces poches, en nombre égal à celui des bandes ciliées, sont considérées par Lahille comme des ébauches de trémas et appelées par lui *hémitrémas*, d'où le nom d'*Hemitremata* qu'il donne au groupe entier (1,5 à 8cm; Atlantique, Pacifique, Océan Indien, Méditerranée).

Fig. 152.



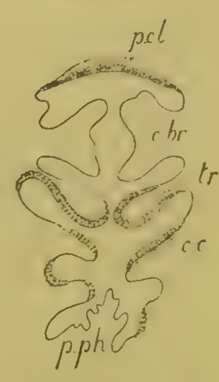
Forme agrégée de *Pegea confœderata* (d'ap. Lahille).

Fig. 153.



Forme solitaire de *Pegea confœderata* (d'ap. Lahille).

Fig. 154.



Branchie de *Pegea confœderata* (d'ap. Lahille).

c. br., cavité branchiale; **c. c.**, arcs ciliés; **p. cl.**, paroi cloacale; **p. ph.**, paroi du pharynx; **tr.**, hemitréma.

2e Sous-Ordre

OCTACNÉMIDÉS. — *OCTACNEMIDÆ*

[*Octacnemidæ* (Herdmann)]

(Pl. 35 et fig. 155)

Ce groupe est représenté par l'unique

GENRE

Octacnemus (Moseley), forme très curieuse mais imparfaitement connue qui, au lieu de flotter près de la surface, vit au fond des abysses de l'Océan. Il a la forme d'une petite Méduse octoradiée et a été pris

(1) C'est sur ce caractère que Todaro se fonde pour diviser les Salpidæ en deux groupes, les *Ortoentérés* pour *Cyclosalpa* et les *Carioentérés* pour tous les autres.

d'abord pour un animal de ce groupe. Le corps est aplati et présente un disque et huit bras. La face ventrale (**35**, *fig. 2*) montre, en un point excentrique du disque, une surface saillante (*s.*) hérissée de petits prolongements déchiquetés par laquelle l'animal était sans doute fixé au fond. La face dorsale (**35**, *fig. 1*) présente dans un interradius, à peu près à mi-distance entre le centre et l'origine des bras, un large orifice fissiforme, allongé tangentiellement, qui est la bouche (*b.*). Dans le même interradius, entre les bases des deux bras qui le limitent, sur une éminence, se trouve un orifice arrondi, celui du cloaque (*o. cl.*). A l'intérieur (**35**, *fig. 3*), disque et bras, tout est creux, sauf une sorte de nucleus appendu, entre la bouche et le cloaque, à la paroi dorsale et une grande membrane branchiale qui, tendue parallèlement aux faces, divise la cavité centrale en deux compartiments, l'un dorsal (*ph.*), où s'ouvre la bouche, l'autre ventral (*cl.*) aboutissant à l'orifice cloacal. Le premier est le pharynx, le second est le cloaque. Il n'y a pas de trémas. La branchie est imperforée dans toute la partie correspondant au disque mais, dans les bras où elle semble s'étendre jusqu'au sommet et cloisonner leur cavité comme celle du disque, il est moins sûr qu'elle soit complète et qu'il n'y ait pas là communication entre les cavités pharyngienne et cloacale. Elle est pourvue d'un puissant système musculaire formé de muscles circulaires (**35**, *fig. 1*, *mcl''.*) et de faisceaux radiaires (*mcl.* et *mcl'.*) (1).

La branchie est formée de deux lames adossées qui, à l'insertion sur le disque, se séparent et vont tapisser les deux faces du corps, laissant entre elles et la paroi externe un étroit espace qui représente la cavité du corps. Au niveau de l'espace compris entre l'orifice œsophagien et l'orifice cloacal, cet espace s'agrandit beaucoup pour donner asile aux

---

(1) On peut distinguer à la branchie deux portions, une centrale épaisse, et une périphérique mince, cette dernière correspondant à la partie marginale du disque et s'étendant dans les bras. La portion épaisse a la forme d'une étoile à huit pointes et de ces pointes partent autant de forts faisceaux musculaires interadiaires qui, après un court trajet, se divisent en deux branches qui se portent dans les deux bras adjacents pour se joindre à leur sommet aux branches similaires venues des muscles voisins. Le système circulaire se compose d'un puissant anneau qui passe au niveau de la bifurcation des faisceaux radiaires, sur la face buccale de ceux-ci, et de nombreux faisceaux concentriques qui, dans les bras, s'étendent entre les deux muscles radiaires qui en occupent les bords. Sur la face buccale de la branchie, Herdman a trouvé de nombreuses petites dépressions qu'il compare à des trémas, mais qui sont imperforées au sommet. Entre les origines proximales des faisceaux radiaires, la membrane branchiale, très mince, s'affaisse en nid de pigeon (*p.*), vers la cavité cloacale, mais Moseley n'a pu trouver d'orifice au fond de ces culs-de-sac. Quant à la partie brachiale de la branchie, elle était si mal conservée sur tous les échantillons qu'il est difficile de savoir comment elle est constituée. Moseley inclinerait peut-être à croire qu'il y a là communication entre le pharynx et le cloaque, mais Herdman est d'avis que la séparation est partout complète. D'après lui, l'animal pourrait, grâce à la pression extrême des profondeurs où il habite, respirer suffisamment par simple contact de l'eau avec sa branchie, sans circulation spéciale du liquide autour d'elle. Sur beaucoup d'autres points les renseignements donnés ici reposent sur des observations incomplètes ou sur des hypothèses qu'il serait utile de vérifier.

viscères qui constituent le nucleus saillant dans la cavité cloacale.

L'orifice œsophagien (35, *fig. 3, o. œ.*) se trouve au fond du pharynx, à la partie supérieure de ce nucleus.

Un endostyle (35, *fig. 1, 3* et *4, E.*) s'étend sans doute depuis la bouche jusqu'à l'orifice œsophagien, mais il n'a pu être observé entier. On n'a vu que son origine dans une espèce (depuis la bouche jusqu'à la partie la plus élevée du pharynx, visible du dehors par transparence sous la forme d'une large strie) et que sa terminaison dans l'autre (sous la forme d'un petit sillon s'étendant de l'orifice œsophagien sur la branchie, sur une faible longueur, en sorte que le trajet que nous lui assignons est partiellement hypothétique). L'œsophage conduit à un estomac (35, *fig. 3, es.*) d'où part un intestin qui va s'ouvrir (*an.*) dans le cloaque près de son orifice de sortie. Dans l'anse digestive sont logées deux glandes, un ovaire (35, *fig. 4, ov.*) et un testicule (*tes.*). Entre la bouche et l'orifice œsophagien, au côté inférieur de la cavité pharyngienne se trouve l'orifice d'un petit *organe vibratile* (35, *fig. 3, tv.*) qui conduit, sous la forme d'un canal cilié, à une masse arrondie qui ne peut être que la glande prénervienne. A côté de celle-ci est le ganglion nerveux (*G. n.*).

Ce singulier animal se rapproche plus des Salpes que de tout autre être connu. On peut le considérer comme une Salpe dont la bouche serait descendue très bas sur la face dorsale, augmentant énormément la longueur de la face ventrale aux dépens de la dorsale, et qui, en même temps, se serait très fortement aplatie dorso-ventralement. Mais en outre de ces modifications, de l'ordre de celles que l'on rencontre dans tous les groupes, il faudrait admettre que la bandelette branchiale s'est transformée en une cloison complète et que l'animal, quittant la surface pour tomber au fond des abysses, s'y est fixé et a subi sous l'influence de ces conditions nouvelles les modifications de structure qui font sa différence avec les Salpes de la surface.

Ni Moseley, ni Herdman ne savaient rien de l'existence d'une forme bourgeonneante ni du cycle évolutif. Metcalf [93] a trouvé sur les côtes de la Patagonie, par 1050 brasses, une forme assez semblable mais agrégée qu'il suppose être une espèce voisine (*O. patagoniensis*), sinon même la forme agrégée de l'espèce (*O. bythius*) décrite par les auteurs précédents. La forme (fig. 155) est beaucoup plus élevée et rappelle celle d'une marmite; l'animal qui mesure 4 1/2^{cm} de haut est fixé par la base au moyen de fibres fines et serrées qui garnissent la surface en ce point; l'extrémité opposée dilatée en entonnoir est munie de huit tentacules divergents entourant la bouche (*b.*) et montre, au fond de l'infundibulum représentant le pharynx (*ph.*), l'orifice œsophagien (*œ.*) légèrement excentrique. La paroi latérale de l'infundibulum pharyngien représente la paroi branchiale d'*O. bythius* et est imperforée. La cavité située au-dessous figure un vaste cloaque qui s'ouvre en haut entre deux tentacules, dans le même interradius que

OCTACNEMIDÆ

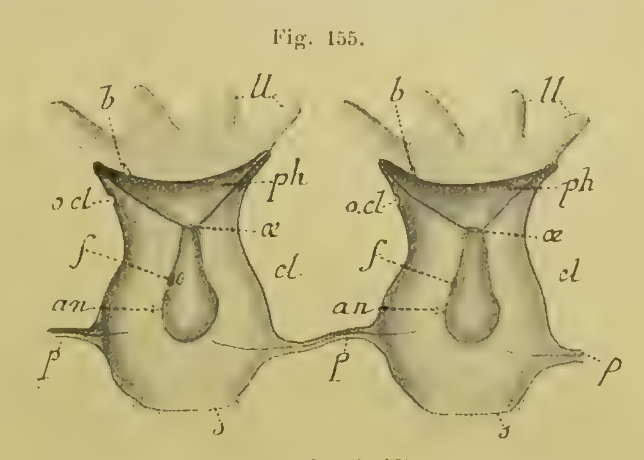
an., anus;
b., bouche;
brl., bourrelet;
cl., compartiment ventral du cloaque;
E., endostyle;
es., estomac;
Gn., ganglion nerveux;
l., lobes ou bras du disque;
mcl., muscles radiaires du corps;
mcl'., muscles radiaires des lobes;
mcl''., muscles circulaires;
n., cordons nerveux;
o. cl., orifice cloacal;
o. œ., orifice œsophagien;.
ov., ovaire;
p., dépressions de la lame branchiale;
ph., compartiment dorsal du pharynx;
s., surface saillante hérissée de prolongement déchiquetés;
tes., testicule;
tv., tubercule vibratile.

Fig. 1. ***Octacnemus bythius*** vu par sa face supérieure (im. Moseley et Herdman).
Fig. 2. ***Octacnemus bythius*** vu par sa face inférieure (im. Moseley et Herdman).
Fig. 3. Moitié gauche d'une coupe sagittale d'***Octacnemus*** (Sch.).
Fig. 4. Tube digestif et organes génitaux d'***Octacnemus*** (im. Moseley et Herdman).


1
mcl''
mcl'
mcl
p
E
oœ
Gn
b
l
an
ocl
2
brl
œ
an
s
3
l
E
cl
o.œ.
es
Gn
ph
tv
an
b
cl
s
o.cl.
4
E
tes
ov
n
tv
Gn
b

l'œsophage, mais à l'opposé de celui-ci. Dans cette vaste cavité cloacale pend un sac digestif entouré d'une membrane périviscérale, l'anus s'ouvre directement dans le cloaque sur la paroi de ce sac. Entre la paroi muqueuse du sac digestif et la membrane périviscérale est un espace périviscéral qui communiquerait par une paire de fentes (*f.*) avec la cavité cloacale, mais non avec la cavité digestive, en sorte que cela ne pourrait servir à un courant respiratoire. Les individus, recouverts d'une tunique semblable à celle des Salpes, sont attachés les uns aux autres par un cordon (*p.*) qui va du côté dorsal de l'un au côté ventral de l'autre.

Fig. 155.



Octacnemus patagoniensis (d'ap. Metcalf).
an., anus; **b.**, bouche; **cl.**, cloaque; **f.**, fentes; **ll.**, lobus; **o. cl.**, orifice cloacal; **œ.**, œsophage; **p.**, prolongements réunissant les individus entre eux: eux; **ph.**, pharynx; **s.**, base de fixation.

Ce cordon est formé par la tunique, la paroi du corps et un filament de tissu venant du nucleus viscéral. Chaque chaîne comprend au moins quatre individus (Deux exemplaires seulement, et fort détériorés, de la forme solitaire ont été trouvés par 1070 brasses dans le Pacifique sud et, par 2170 brasses, sur les côtes ouest de l'Amérique du Sud, en 1875, dans les dragages du *Challenger*. 7cm de diamètre y compris les rayons. La forme agrégée est connue par une quinzaine d'exemplaires mesurant 4 1/2cm de haut provenant des côtes de Patagonie par 1050 brasses).

2e Ordre

DOLIOLIDES. — *DOLIOLIDA*

[*Cyclomyaria* (Krohn, Uljanin)]

TYPE MORPHOLOGIQUE

(Pl. 36 à 38 et fig. 156 a 163)

Nous prendrons comme type le genre principal, le seul entièrement connu sous toutes les formes de son cycle évolutif, le genre *Doliolum*. Ici, comme chez les Salpides, le cycle comprend plusieurs formes, une asexuée bourgeonnante dérivant de l'œuf et une sexuée, née par bourgeonnement et engendrant l'œuf, sans compter deux formes intermédiaires de nourrices, asexuées en fait bien qu'homologues à la forme sexuée, qui viennent encore compliquer les choses. Nous commencerons, comme chez les Salpes, par la forme asexuée.

Forme asexuée stolonifère ou oozoïte

Extérieur, organisation générale. — L'animal (**36**, *fig. 1*) justifie bien son nom par sa forme qui est celle d'un petit tonneau. Il mesure

quelques centimètres de longueur. Sa transparence est parfaite et permet de voir du dehors la disposition des organes intérieurs. Vivant, il se tient horizontalement, mais dans la position morphologique il est placé verticalement comme un tonneau dressé sur une de ses bases. Les bords circulaires des deux bases sont ornés de festons réguliers. La supérieure (*b.*) en présente dix; l'inférieure douze. Un peu au-dessus de cette dernière, s'insère un long appendice dorsal (*p. c.*) qui permet de reconnaître la base inférieure et détermine en même temps le côté dorsal du corps. Le contour convexe du corps est parfaitement régulier, lisse et ne présente aucune particularité, sauf au milieu de la partie ventrale d'où se détache un petit appendice conique, recourbé vers le bas, le *stolon* (*st.*). Le tonneau est ouvert aux deux bouts, ses bases sont deux larges ouvertures parfaitement libres. Tout l'intérieur est vide aussi, sauf, bien entendu, l'espace compris entre ses parois interne et externe, espace qui constitue la cavité générale, fort peu épaisse, excepté en un point où s'accumulent les viscères.

La cavité centrale est divisée en deux compartiments superposés par une sorte de diaphragme, la *branchie*, plane ou légèrement bombée vers le bas, tendue obliquement en bas et en avant, et percée d'orifices, les *stigmates*, qui font communiquer les deux compartiments qu'elle sépare. De ces deux compartiments, le supérieur est le *pharynx*, l'inférieur est le *cloaque* (*cl.*). La branchie est formée de deux lames adossées entre lesquelles est un étroit espace dépendant de la cavité générale. Dorsalement et sur les côtés, ces deux lames sont presque en contact; mais en avant elles s'écartent l'une de l'autre à partir du milieu et de plus en plus en approchant de la paroi ventrale du corps, et déterminent, entre elles et cette paroi ventrale, une loge assez vaste dépendant de la cavité générale, où trouvent à se loger les viscères, réduits d'ailleurs à deux organes, le tube digestif et le cœur. Cet espace correspond au *nucleus* des Salpes, mais, au lieu de former une tubérosité extérieure, il fait saillie en dedans. Si nous ajoutons à ce qui précède que le tonneau est cerclé de neuf bandes musculaires, nous en aurons dit assez pour orienter le lecteur et pouvoir aborder le détail de la description des organes.

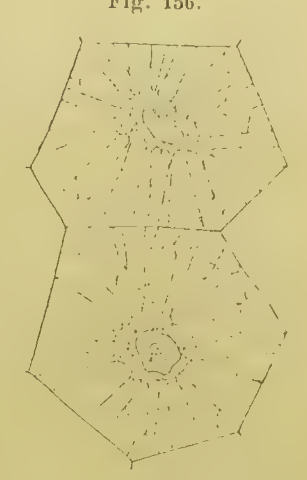
Paroi du corps. — Elle est formée, comme chez les Salpes, d'une cuticule tunicale et d'un épithélium ectodermique; mais il s'y ajoute une *couche dermique* qui double l'épiderme et est formée de cellules conjonctives noyées dans une substance anhiste. L'*épiderme* lui-même (fig. 156) est formé de grandes cellules polygonales aplaties. La *tunique* est mince, et sa substance, paraît-il, ne serait pas cellulosique [1].

Aux orifices buccal et cloacal, elle s'arrête ne formant pas cette *tunique réfléchie* que nous trouverons chez les Ascidiés.

---

[1] Uljanin assure qu'elle ne renferme pas de cellules émigrées de l'épiderme et qu'en raison de ce fait elle peut être muée comme celle des Appendiculaires. Cependant, nous verrons que Barrois attribue aux éléments de la tunique, l'origine des *cellules ambulantes* (Voir plus loin) du stolon.

La *musculature* peut être décrite ici, bien qu'elle appartienne peut-être plutôt aux parois pharyngienne et cloacale. Elle se compose d'anneaux musculaires complets, formés de larges bandes où l'on trouve des fibrilles longitudinales mais point de striation transversale (¹).


Fig. 156.
Cellules de l'épiderme vues de face (d'ap. Grobben).

Pharynx. — La cavité pharyngienne, beaucoup plus vaste que la cloacale, est limitée par un épithélium aplati non cilié. Elle s'ouvre au dehors par le large orifice supérieur qui représente la *bouche* (**36**, *fig. 1*, *b.*), ornée de dix festons, mais entièrement dépourvue de lèvres mobiles pouvant la fermer. Elle contient quatre organes : l'*endostyle*, les *arcs ciliés péricoronaux*, la *bande ciliée ventrale* et l'*organe vibratile*, mais ce dernier sera décrit avec le système nerveux.

L'*endostyle* (*E.* et fig. 157), gros, mais court, est constitué fondamentalement comme celui des Salpes, mais moins hautement différencié (²). Ses bords se prolongent de chaque côté en un repli marginal très richement cilié.

Le *cercle péricoronal* (*pr.*) est représenté par une paire d'*arcs ciliés* ayant la même disposition et les mêmes rapports avec les replis marginaux de l'endostyle que la lèvre inférieure de la gouttière péricoronale des Salpes ou de notre type général. Ils se détournent, l'un à droite, l'autre à gauche, contournent l'entrée du pharynx et vont se réunir à la face dorsale au-dessous de l'organe vibratile. Là, après s'être réunis, ils se contournent ensemble en spirale dextre.

Fig. 157.


Endostyle (Sch.).

La *gouttière ciliée ventrale* subit une réduction analogue; elle ne forme pas une vraie gouttière et est constituée seulement par les deux bandes ciliées de l'endostyle qui, au-dessous de cet organe, se réunissent et courent sur la face supérieure de la branchie jusqu'à l'œsophage où elles pénètrent par le côté gauche de son orifice d'entrée, et se continuant même dans l'estomac, ne s'arrêtent qu'au pylore.

Cloaque. — Le cloaque (*cl.*) est constitué comme le pharynx, mais ne présente d'autre particularité que l'ouverture de l'anus au milieu de

(¹) Uljanin nie la striation tranversale affirmée par Ussov.

(²) Sur la coupe, il est moins profond, arrondi ; il présente, au fond, une double rangée de hautes cellules pourvues de très longs cils (fig. 157, *c.*), puis, de chaque côté, deux rangées de cellules non ciliées, non glandulaires. Les parois latérales sont formées chacune de neuf rangées de grosses cellules glandulaires, puis d'une bande granuleuse (*m.*) où l'on ne voit ni noyaux, ni limites cellulaires, et enfin, près du bord de la gouttière, de deux rangées encore de cellules glandulaires. Tous ces éléments sont dépourvus de cils.

son plancher ventral. Son orifice a douze festons entre lesquels se montre, de trois en trois festons, un fin filament gélatineux.

Appendice dorsal. — Cet appendice (36, *fig. 1*, *p. c.*), qu'il ne faudrait pas assimiler à la queue des Appendiculaires ou des larves d'Ascidies avec laquelle il n'a rien de commun, s'insère un peu au-dessus du bord dorsal de l'orifice cloacal. Il est rigide, immobile, élargi à la base, effilé vers le bout. La tunique, à son niveau, est beaucoup plus épaisse. L'épiderme, formé sur ses parties ventrale et latérales de cellules aplaties comme sur le reste du corps, devient à sa face dorsale prismatique et très élevé. A l'intérieur, il est creux et contient un diverticule de la cavité du corps, mais ce diverticule est divisé par une cloison conjonctive médiane (*cls.*) en deux canaux juxtaposés, communiquant sans doute entre eux à l'extrémité de l'organe de manière à assurer à son intérieur une circulation du sang plus régulière. Le huitième anneau musculaire envoie dans sa base une paire de prolongements.

Branchie. — La branchie (36, *fig. 1*, *br.*) dont nous avons indiqué plus haut la disposition générale a la même structure que les parois pharyngienne et cloacale dont elle n'est que le prolongement. Ses deux lames sont presque en contact, sauf en avant au niveau des viscères digestifs. Elle est percée au milieu de sa face supérieure par l'orifice œsophagien (œ.). En avant de cet orifice, elle est parcourue par la bande ciliée ventrale. La lame inférieure est percée en avant par l'orifice anal (*an.*). Sur les parties latérales, elle est pourvue de huit fentes stigmatiques disposées en deux séries symétriques de quatre et qui perforent, non plus une de ses lames, mais son épaisseur tout entière et font communiquer les cavités pharyngienne et cloacale. Ces fentes sont transversales et leurs deux séries sont parallèles entre elles et au plan sagittal. L'épithélium général de la branchie est le même que celui des cavités pharyngienne et cloacale, mais au niveau des fentes branchiales il est fortement cilié et les cils battent l'eau de haut en bas (1).

Appareil digestif. — L'*œsophage* s'ouvre dans le pharynx, au centre de la branchie dont il perfore la lame supérieure. Il se porte en avant, se renfle en un *estomac* ovoïde (*es.*), d'où part un *intestin* recourbé qui se dirige en arrière et va s'ouvrir au milieu du plancher ventral du cloaque, en perçant la lame inférieure de la branchie. Il est formé d'une couche épithéliale doublée de ce même tissu conjonctif rudimentaire que nous avons vu former le derme de la paroi du corps. Les épithéliums œsophagien et stomacal sont formés de petites cellules cubiques non ciliées. Mais le long de leur bord dorsal se trouve une puissante bande vibratile formée par la pénétration de la bande ciliée ventrale du pharynx à leur intérieur. L'intestin est partout tapissé de cellules cubiques finement ciliées.

---

(1) Aux extrémités des fentes branchiales, l'épithélium n'est pas cilié; il est formé là de petites cellules qui servent sans doute à l'accroissement de ces organes en longueur.

Pl. 36.

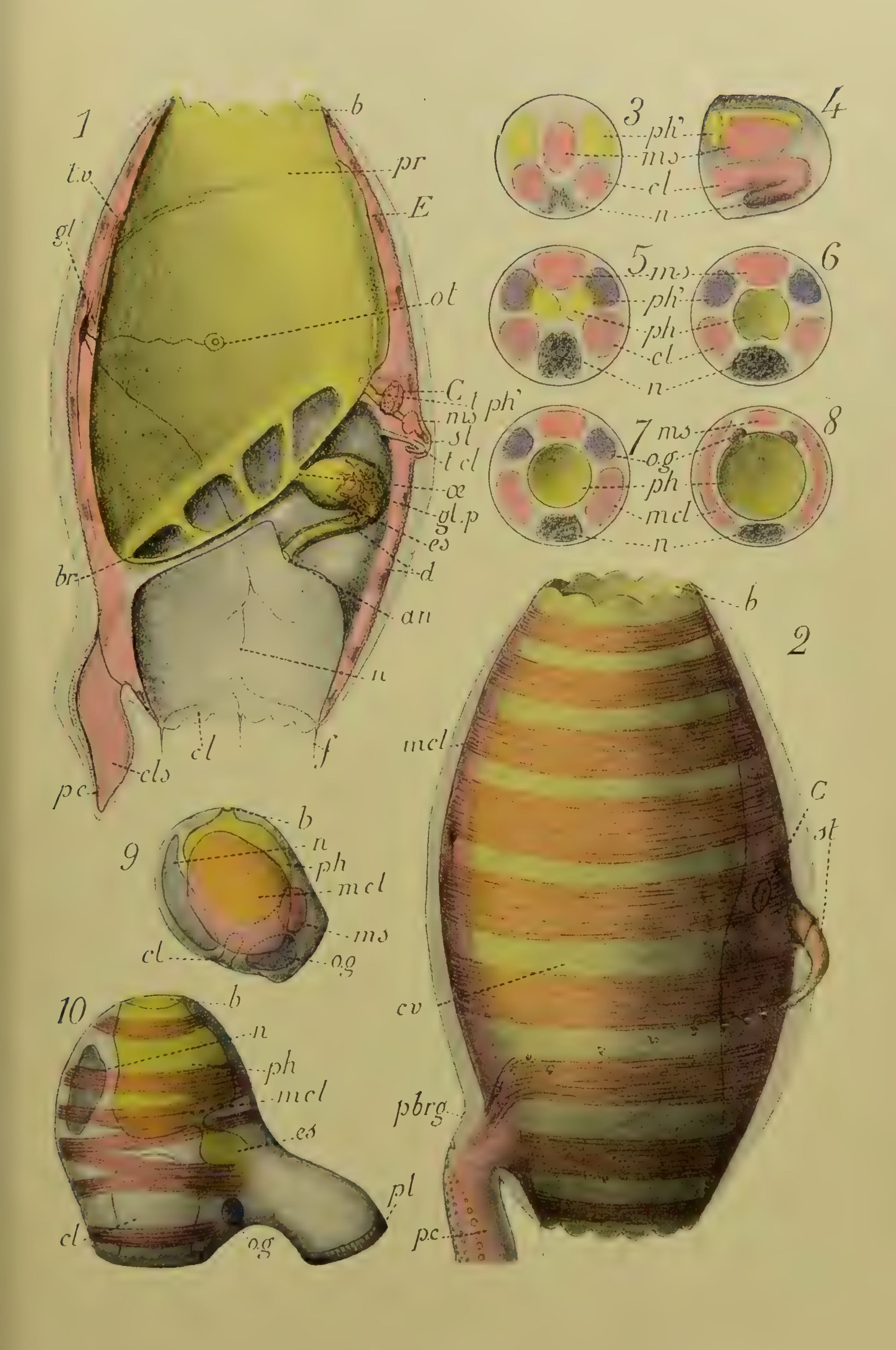
DOLIOLIDA

(TYPE MORPHOLOGIQUE)

Forme asexuée stolonifère ou oozoïte. Formation du bourgeon.

an., anus;
b., orifice supérieur ou bouche;
br., branchie percée de stigmates;
C., cœur;
cl., cloaque;
cls., cloison conjonctive médiane de l'appendice dorsal;
cv., cavité interne du doliolum après la disparition des organes;
d., tube digestif,
E., endostyle;
es., estomac;
f., prolongement sensitif;
gl. p., glandes pyloriques;
mcl., muscles;
ms., mésoderme;
n. (fig. 1, 9 et 10), nerfs;
n. (fig. 3 à 8), système nerveux formé par les diverticules cloacaux réfléchis;
œ., orifice œsophagien;
o. g., organes génitaux;
ot., otocyste;
pbrg., probourgeons;
p. c., appendice dorsal;
ph., pharynx;
ph'., diverticules pharyngiens;
pl., placenta du bourgeon;
pr., arc ciliés péricoronaux;
st., stolon;
t. cl., diverticule cloacal gauche;
t. ph'., diverticule pharyngien gauche;
t. v., organe vibratile.

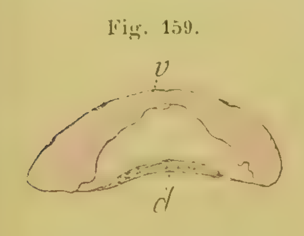
Fig. 1. Coupe sagittale de l'oozoïte de ***Doliolum*** (Sch.).
Fig. 2. L'oozoïte de ***Doliolum*** émettant les probourgeons après la disparition de ses organes internes (Sch.).
Fig. 3 à *10.* Stades successifs de la formation du bourgeon (Sch.).
Fig. 3. Coupe transversale du stolon jeune montrant la disposition des organes qui y sont contenus (Sch.).
Fig. 4. Coupe sagittale du stolon jeune (Sch.).
Fig. 5. Coupe transversale du stolon montrant le commencement de la fusion des diverticules cloacaux réfléchis et la division longitudinale des tubes pharyngiens (Sch.).
Fig. 6. Coupe transversale du stolon montrant la fusion complète *n* des diverticules cloacaux réfléchis et celle des moitiés internes des tubes pharyngiens (Sch.).
Fig. 7. Coupe transversale du stolon à un stade un peu plus avancé que celui représenté dans la figure 6, indiquant la destination des divers organes (Sch.).
Fig. 8. Coupe transversale du stolon montrant l'extension des bandes musculaires (Sch.).
Fig. 9. Bourgeon vu du côté gauche, montrant par transparence les rudiments des organes et commençant à former son cloaque par invagination (Sch.).
Fig. 10. Bourgeon ayant formé son placenta (Sch.).


1
t.v
gl
b
pr
E
ot
C
t ph'
ms
st
t cl
œ
gl.p
es
d
br
an
n
cl
f
cls
pc
3
4
ph'
ms
cl
n
5
6
ms
ph'
ph
cl
n
7
8
ms
o.g
ph
mcl
n
b
2
mcl
C
st
cv
pbrg
pc
9
b
n
ph
mcl
ms
cl
o.g
10
b
n
ph
mcl
es
pl
cl
o.g

Il y a une paire de *glandes pyloriques* (*gl.p.*) tubuleuses, ramifiées, étalées sur les deux faces de l'intestin, dont les canaux excréteurs se réunissent en un seul impair qui se jette dans l'estomac, au pylore.

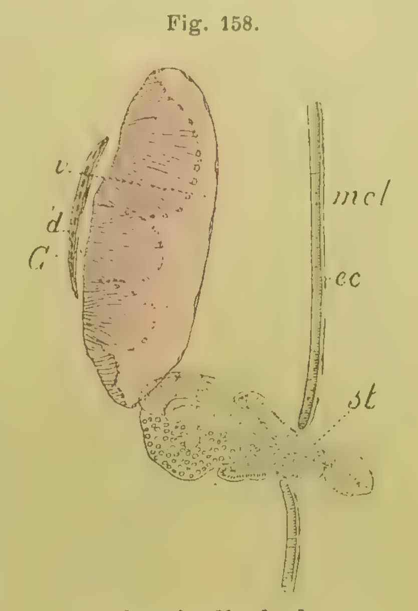
Cœur. — Le cœur (**36**, *fig.* 1, *C.* et fig. 158 et 159), situé obliquement au-dessus de l'estomac, est constitué comme celui des Salpides, c'est-à-dire formé d'un cylindre musculeux invaginé dans une membrane épithéliale qui lui sert de péricarde.

Fig. 159.



Coupe transversale du cœur (d'ap. Grobben).
d., paroi dorsale; **v.**, paroi ventrale.

Fig. 158.



Coupe longitudinale du cœur et du stolon (im. Grobben).
C., cavité du cœur; **d.**, paroi ventrale du cœur; **ec.**, ectoderme; **mcl.**, muscles; **st.**, stolon.

Cavité générale. — La cavité générale est constituée par l'espace compris entre les parois cloacale et pharyngienne et la paroi du corps. Elle se continue entre les deux lames de la branchie et ne devient un peu vaste que dans le nucleus, autour du cœur et du tube digestif. Elle n'est point cloisonnée ni divisée en sinus. Elle est seulement traversée par quelques trabécules conjonctifs s'étendant entre les couches dermiques qui limitent ses parois ou tapissent l'appareil digestif. Dans l'appendice dorsal seul existe une cloison délimitant deux canaux sanguins bien définis. Elle contient un liquide où errent de rares globules incolores (1).

Système nerveux. — Le système nerveux central est principalement formé par un *ganglion* fusiforme (**36**, *fig.* *1*, *gl.*) situé dorsalement dans la cavité générale, dans le quatrième espace intermusculaire. Il est formé d'une écorce cellulaire et d'une partie centrale fibrillaire. En outre des nerfs proprement dits, il émet vers le bas un prétendu *nerf branchial* dirigé vers l'insertion dorsale de la branchie, au niveau de laquelle il se perd, et qui est en réalité un prolongement médullaire du ganglion comparable à celui des Appendiculaires et des Ascidiés.

En fait de nerfs véritables, il émet un nerf supérieur impair qui se rend vers la bouche et se distribue aux organes sensitifs des festons de son bord libre, et trois paires latérales qui se rendent aux muscles et aux organes sensitifs des téguments. Une branche (*n.*) de la troisième paire est spécialement destinée aux organes tactiles des festons de l'orifice cloacal et à ceux du prolongement caudal.

Sens. — Il n'y a d'autres sens que des *organes tactiles* et une *otocyste.*

---

(1) Il existe parfois dans la cavité générale, accolées à la paroi du corps, éparses çà et là, des cellules pigmentaires.

Les *organes tactiles* (fig. 160) sont représentés par des cellules munies d'un long prolongement raide qui traverse la tunique et se termine libre au-dessus de sa surface. La cellule sensitive (*s.*), grosse et renflée, est accompagnée de deux cellules satellites non sétigères (*l.*) ; les trois cellules reçoivent chacune un filament nerveux [1]. On trouve de ces groupes sensitifs en divers points sur le corps, mais ils sont surtout nombreux sur les festons des orifices pharyngien et cloacal. Sur le renflement basilaire de l'appendice dorsal, se trouvent trois batteries de cellules sensorielles (fig. 161), deux latérales et symétriques, la troisième, ventrale, impaire, mais formée par la réunion de deux.

Fig. 160.

Organe tactile du pourtour de l'orifice cloacal (d'ap. Uljanin).
l., cellules satellites ; **n.**, nerf ; **s.**, cellule sensitive.

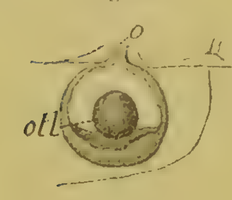


Fig. 161.

Organe tactile de l'appendice dorsal (d'ap. Uljanin).

L'*otocyste* (**36**, *fig. 1*, *ot.* et fig. 162) est située sur le flanc gauche, un peu au-dessus de la quatrième bande musculaire. Elle est formée d'une otolithe située dans une vésicule qui émerge d'une petite fossette produite par une dépression de l'épiderme. Deux cellules satellites l'accompagnent, représentant avec l'otocyste les trois cellules sensorielles d'un groupe sensitif tactile. Les trois cellules reçoivent ici aussi chacune un nerf venant de la première paire de nerfs cérébraux. L'otocyste fait saillie sur l'épiderme, mais non sur la tunique qui comble la différence de niveau.

Fig. 162.



Otocyste (d'ap. Uljanin).
o., orifice de l'otocyste; **otl.**, otolithe.

Stolon. — Au moment où l'animal est constitué comme nous venons de le dire, son stolon (**36**, *fig. 1*, *st.*) est très petit et n'a pas encore commencé à former de bourgeons. Il forme à la face ventrale une protubérance conique recourbée vers le bas, mais toute petite et qui ne traverse pas la tunique. Il est constitué (**36**, *fig. 3* et *4*) par un diverticule ectodermique contenant quatre tubes cellulaires formant deux paires et disposés autour d'un cordon cellulaire plein qui occupe le centre. De ces tubes, les deux ventraux (*ph'.*) sont formés par une paire de diverticules pharyngiens et les deux dorsaux (*cl.*) par une paire de diverticules du cloaque ; le cordon plein (*ms.*) émane d'une petite masse cellulaire mésodermique située dans la cavité générale au-dessous du cœur. Tous se terminent vers le bout du stolon en pointe obtuse. Mais les choses ne sont en cet état que chez la larve ; de bonne heure, les deux tubes cloacaux s'al-

[1] Cette description s'applique surtout aux organes tactiles des festons de l'orifice cloacal. Les autres sont un peu différemment constitués.

longent et, se ployant en deux, forment une paire de tubes cloacaux réfléchis (*n.*), qui bientôt se souderont en un tube cloacal impair (**35**, *fig.* 5 et 6, *n.*), tandis que les deux tubes cloacaux directs restent distincts (*cl.*). Les tubes pharyngiens se divisent dans leur longueur (**36**, *fig.* 5, *ph.* et *ph'.*) et, par un procédé différent, se trouvent eux aussi portés à quatre; mais, ici encore, deux se soudent en un seul impair (**36**, *fig.* 6, *ph.*), les deux autres (*ph'.*) restant distincts. En outre, tous ces tubes, en grossissant, se compriment, leur lumière s'efface, et ils se transforment en autant de cordons pleins qui sont ainsi au nombre de sept (**36**, *fig.* 7), trois impairs et quatre pairs, et se disposent de la manière suivante : les trois impairs se placent sagittalement, le cloacal impair (**36**, *fig.* 8, *n.*) du côté dorsal, le pharyngien impair (*ph.*) au centre et le mésodermique (*ms.*) du côté ventral; les quatre pairs se disposent symétriquement à droite et à gauche en deux paires, l'une latéro-dorsale formée par les deux cloacaux non soudés (*mcl.*), l'autre latéro-ventrale (*o. g.*) formée par les deux pharyngiens restés distincts.

Avant de décrire l'évolution du stolon et pour fixer les idées, disons tout de suite que : le cloacal impair formera le système nerveux des bourgeons, les cloacaux pairs donneront les muscles, le pharyngien impair fournira le pharynx et le tube digestif, les pharyngiens pairs formeront les organes génitaux et l'impair mésodermique donnera le cœur.

Transformation de l'oozoïte stolonifère (**36**, *fig.* 2). — Disons aussi qu'en devenant adulte et au moment où il semblerait que pour nourrir les bourgeons qui vont naître de lui, il va développer au maximum ses facultés assimilatrices et ses fonctions végétatives, l'être stolonifère que nous venons de décrire subit au contraire une modification régressive des plus étonnantes. Progressivement, sa branchie se détruit, son tube digestif se resserre, efface sa cavité et se dissocie en cellules libres qui vont se mêler aux globules sanguins, son endostyle subit une dégénérescence graisseuse et se désagrège de même en éléments libres qui se répandent dans la cavité générale, les arcs vibratiles disparaissent aussi. Seuls restent le cœur (*C.*), le système nerveux et les bandes musculaires (*mcl.*), ces dernières plus développées, accrues même de nouvelles fibres développées aux dépens des éléments dissociés des viscères disparus [1].

Ainsi, l'animal qui jusque-là menait une vie assez semblable à celle de la Salpe solitaire, se mouvant pour respirer et recueillir la nourriture nécessaire, se trouve transformé en une sorte de tonneau vide cerclé de muscles puissants qui se contractent énergiquement et le déplacent au sein de l'eau. Le Doliolum stolonifère semble n'avoir plus d'autres

---

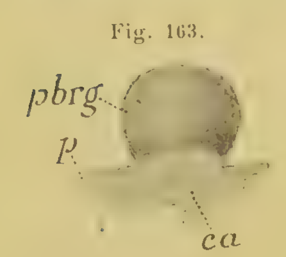
(1) D'après les uns, par transformation directe des globules de la cavité générale, d'après les autres, par simple utilisation de leurs substances nutritives et au moyen d'éléments spéciaux restés jusque-là inactifs dans les muscles.

fonctions que de charrier la colonie qui va se former aux dépens de son stolon, et de répartir entre tous le liquide nutritif qui occupe sa cavité générale. La capture des aliments et leur digestion seront dévolus à des individus spéciaux nés de son stolon. Mais n'anticipons pas, et voyons maintenant comment se fait le bourgeonnement.

Bourgeonnement.

Probourgeons. — Après avoir acquis la constitution que nous venons de lui décrire, le stolon (**36**, *fig.* 2, *st.*) s'allonge, perce la tunique, entre en rapport immédiat avec l'eau de mer et prend l'aspect d'un prolongement assez long, mais mince, dirigé vers le bas, appliqué contre la face ventrale et légèrement détourné vers la droite à son extrémité. Sur ses parties latérales, se montrent deux rangées symétriques de très grosses cellules à prolongements amœboïdes très actifs appelées les *cellules ambulantes* (fig. 163). Le stolon commence bientôt à se segmenter, non comme chez la Salpe en tranches nombreuses et étroites restant adhérentes entre elles, mais en tronçons qui, de bonne heure, se séparent complètement, en sorte que, dans sa période d'activité, il se montre formé de deux parties : une basilaire non segmentée et une terminale segmentée mais sans limite nette, la transition étant ménagée entre tous les points de la longueur. Sans cesse, la première forme de nouveaux segments, toujours entre le corps et le segment proximal, tandis que, à l'extrémité libre, les segments les plus âgés se détachent successivement. Sur la région distale du stolon où les probourgeons sont séparés par des étranglements, mais non encore détachés, on voit une paire de cellules ambulantes annexée à chaque segment et chaque segment en se détachant emporte ces deux cellules, ou plutôt est emporté par elles comme nous allons le voir bientôt (1). Ces tronçons ne sont pas les vrais bourgeons; ils sont plutôt homologues aux groupes des segments de même âge qui s'échelonnent le long du stolon de la Salpe. Ils se diviseront en effet pour donner chacun quatorze à vingt bourgeons véritables. On les nomme les *probourgeons* (*Urknospe*).

Fig. 163.



Probourgeon transporté par ses cellules ambulantes (d'ap. Uljanin).

c. a., une cellule ambulante; **p.**, paroi du corps sur laquelle se place le probourgeon ; **pbrg.**, probourgeon.

Les probourgeons sont constitués nécessairement comme le stolon lui-même, sauf qu'ils ont la forme de petites masses ovoïdes (fig. 163, *pbrg.*) constituées par une enveloppe ectodermique contenant sept masses cellulaires correspondant aux sept cordons cellulaires du stolon (**36**, *fig.* 7). Ils sont flanqués de leurs deux cellules ambulantes qui les transportent où

(1) Chez *Anchinia*, les cellules ambulantes proviennent des cellules de la tunique. Chez *Doliolum*, Uljanin déclare qu'il n'y a pas de cellules dans la tunique.

ils doivent se rendre. Ainsi voiturés, ces probourgeons (**36**, *fig. 2*, **pbrg.**) se portent à droite, puis vers le dos et atteignent ainsi la base de l'appendice dorsal (*pc.*). Comme ils sont très nombreux et tous en marche par le même chemin vers le même but, ils forment une petite procession ininterrompue depuis le bout du stolon jusqu'au prolongement dorsal. Quelques-uns s'égarent, mais bientôt ils maigrissent et finissent par périr. Ceux qui arrivent à l'appendice dorsal se placent à sa face dorsale, et se divisent là en quatorze à vingt *bourgeons* [1].

On se rappelle qu'à la face dorsale de l'appendice dorsal, l'épiderme est beaucoup plus élevé que sur les autres parties du corps (**37**, *fig. 1*, *ec. s.*). Les bourgeons se fixent sur cet épiderme en traversant la tunique et s'attachent à lui par une large base. Au niveau de la surface de contact, l'épiderme des bourgeons devient, lui aussi, beaucoup plus élevé, et il résulte de là une sorte de *placenta épithélial* (*pl.*) très propre aux échanges osmotiques qui doivent se produire entre le stolon et le parent.

Bourgeons latéraux. — Les bourgeons se fixent près de la ligne médiane dorsale du prolongement dorsal et à sa base. Or c'est précisément par la ligne médiane dorsale que se fait l'accroissement en largeur de l'appendice dorsal. Cet accroissement a, dès lors, pour effet d'écarter ces bourgeons et de les rejeter sur les côtés. D'autre part, l'accroissement en longueur de l'appendice dorsal se fait par la base de cet organe, en sorte que les bourgeons fixés à sa base se trouvent peu à peu entraînés de plus en plus loin du corps (**36**, *fig. 2*). Les premiers bourgeons fixés se trouvent, par le fait de ce double déplacement, entraînés sur deux lignes latérales qui convergent vers la base du stolon du côté dorsal et, sur ces deux lignes, les plus âgés sont les plus éloignés de la base. Ces bourgeons devant jouer un rôle très particulier dans le cycle évolutif, doivent être désignés par un nom spécial. En raison de leur disposition, on les nomme *bourgeons latéraux*.

Ces bourgeons latéraux se développeront en petits êtres doliolifomes (**36**, *fig. 9* et *10*), munis d'une branchie et d'un tube digestif, qui se nourriront avec activité. Les échanges osmotiques à travers le placenta épithélial, grâce auxquels ils ont pu évoluer aux dépens des substances nutritives fournies par le parent tant que leurs organes digestifs n'étaient pas formés, changent de sens lorsqu'ils sont devenus adultes. Alors, en effet, non seulement ils peuvent se nourrir par eux-mêmes, mais le parent ayant perdu, comme nous l'avons vu, tous ses viscères à fonction végétative, ne peut plus se nourrir par lui-même, et ce sont ces bourgeons qui le nourrissent par échanges osmotiques à

---

[1] Cette division ne se fait pas comme celle d'un œuf en segmentation égale, mais par des bipartitions successives dans lesquels un des segments est plus grand que l'autre et continue seul à se diviser.

travers le placenta épithélial (**36**, *fig. 9* et **37**, *fig. 1*, *pl.*). Le sang de la mère se trouvera ainsi enrichi en substances nutritives comme s'il était alimenté directement par celle-ci, et, par la circulation entretenue grâce aux mouvements de son cœur, elle assurera la nutrition de tous les individus de la colonie. Mais ces individus nourriciers, bien que pourvus à un moment d'un rudiment d'organes sexuels, ne sont pas les représentants de la forme sexuée du cycle évolutif, car ce rudiment, au lieu de se développer s'atrophie.

D'où va donc venir la forme sexuée?

Bourgeons médians. — Pendant que les bourgeons latéraux (**37**, *fig. 1*, *G.*, *G'.*,) évoluent, le stolon du parent continue à fournir des probourgeons qui, transportés par leurs deux cellules ambulantes et suivant le même chemin que les précédents, arrivent aussi à la base de la queue. Là, ils se divisent aussi en quatorze à vingt bourgeons qui se fixent à la base de l'appendice dorsal, du côté dorsal, et se disposent sur deux lignes parallèles très rapprochées de la ligne médiane dorsale de l'appendice, l'accroissement de cet organe beaucoup moins actif à ce moment leur permettant de conserver cette situation. Ces bourgeons (*p.* et *p'.*) se fixent comme les précédents sur l'appendice dorsal par l'intermédiaire d'un placenta épithélial. Comme eux, ils empruntent au parent (nourri à ce moment par les bourgeons latéraux) (*G.*, *G'.*) les éléments de leur nutrition. Mais une fois développés en petits êtres dolioliformes, ils ne contribuent pas comme les bourgeons latéraux à la nutrition de la colonie, car, arrivés à l'état adulte, ils se détachent un à un pour vivre en liberté dans la mer (**37**, *fig. 2*). D'ailleurs, pas plus que ceux-ci ils ne développent le rudiment sexuel qu'ils possédaient à l'état jeune, en sorte qu'ils ne représentent pas la forme sexuée du cycle évolutif. Leur fonction est relative à une troisième sorte de bourgeons dont nous allons maintenant parler.

Bourgeons sexués. — Le stolon, en effet, continue à proliférer et donne naissance à un troisième essaim de probourgeons (**37**, *fig. 2*, *pbrg.*) qui, charriés encore par leurs cellules ambulantes, arrivent à l'appendice dorsal, et se placent chacun sur le pédoncule d'attache d'un des bourgeons médians (*p.* et *p'.*) qui, alors seulement, se détache et l'emporte avec lui.

Là, ce probourgeon (**37**, *fig. 2*, *pbrg.*) se divise en quatorze à vingt bourgeons (*brg.*) qui se fixent sur le pédoncule au moyen d'un placenta épithélial semblable à celui qui rattache les bourgeons latéraux au parent, et formé comme celui-ci de deux épidermes en contact fortement développés et intimement unis. Sur ce pédoncule, les bourgeons se développent eux aussi en petits êtres dolioliformes ayant la série complète des organes normaux, et en plus un appareil reproducteur. Se détachant à maturité, ils constitueront enfin la forme sexuée (**37**, *fig. 3*) nécessaire pour compléter le cycle évolutif.

Résumons maintenant ce cycle et donnons à ses différents membres des noms qui rappellent leur origine ou leur fonction.

DOLIOLIDA

(TYPE MORPHOLOGIQUE)

(Suite).

Bourgeonnement.

brg., bourgeon de la forme sexuée (blastozoïte);
cl., cloison médiane de l'appendice dorsal;
ec. s., ectoderme épaissi de l'appendice dorsal;
G., Bourgeons latéraux (gastrozoïdes) du côté gauche;
G'., Bourgeons latéraux (gastrozoïdes) du côté droit;
g. et *g'.*, probourgeons (gonozoïdes);
ovl., ovule;
ovr., ovaire;
P., Bourgeons médians (phorozoïdes) du côté gauche;
P'., Bourgeons médians (phorozoïdes) du côté droit;
pbrg., probourgeon (gonozoïde) émettant des bourgeons sexués (blastozoïtes);
pl., placenta;
pg., papille génitale;
s., cavité gauche de l'appendice dorsal;
s'., cavité droite de l'appendice dorsal;
tes., testicule.

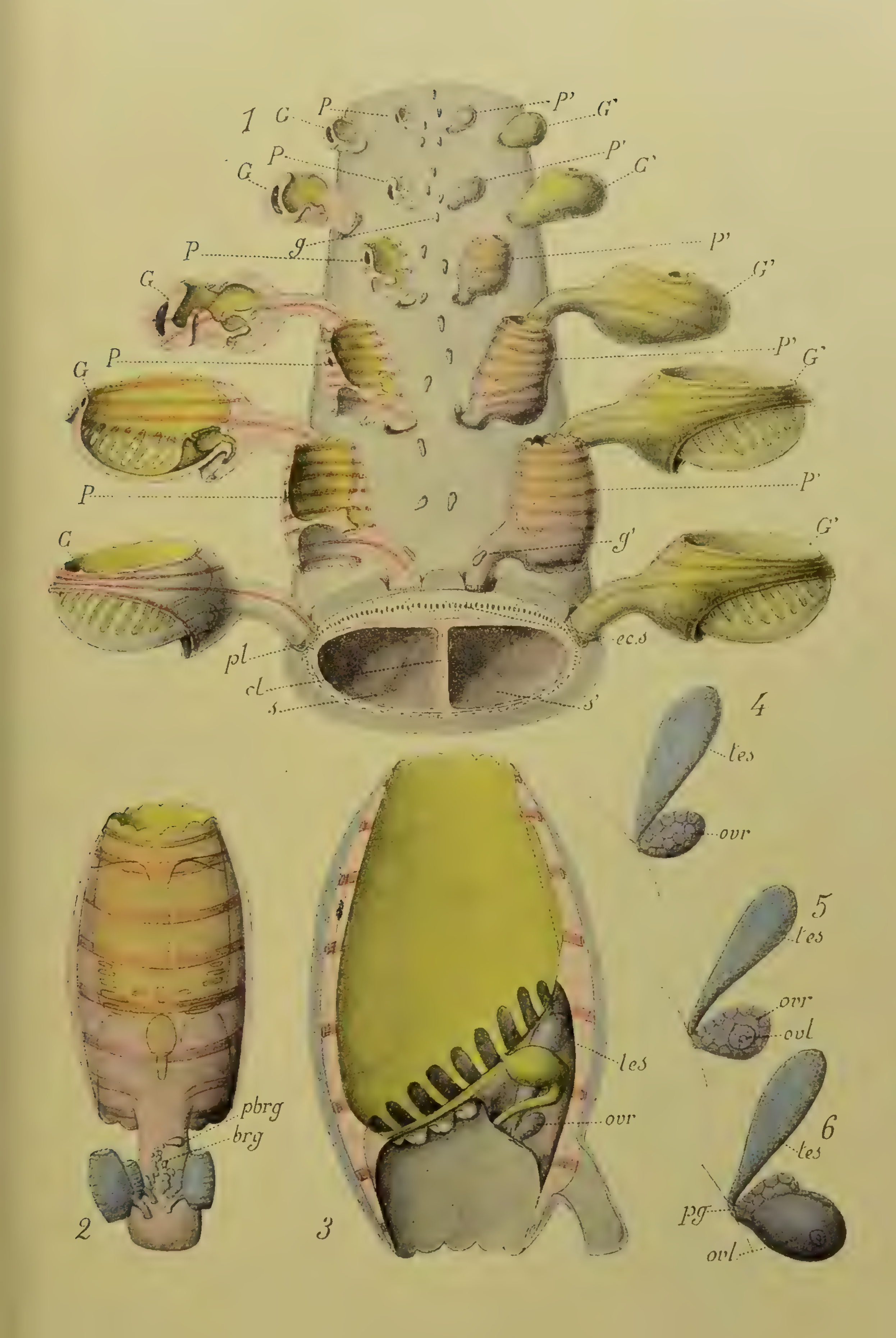
Fig. 1. Tronçon de l'appendice dorsal montrant : ses deux colonies de bourgeons latéraux (gastrozoïdes) *G.*, *G'.*, ses deux colonies de bourgeons médians (phorozoïdes *P.*, *P'.*, et sur la ligne médiane les probourgeons (gonozoïdes) *g.*, *g'.*, rampant pour se fixer sur les pédoncules des bourgeons médians.

Dans chaque colonie les stades successifs du développement ont été représentés de haut en bas; du côté droit ils sont figurés dans leur forme extérieure et du côté gauche en coupe sagittale (Sch.).

Fig. 2. Bourgeon médian (phorozoïde) détaché de l'appendice caudal et portant sur son pédoncule des bourgeons sexués (blastozoïtes) *brg.*, provenant du probourgeon (gonozoïdes) *pbrg.*, (Sch.).

Fig. 3. Bourgeon sexué (Blastozoïde) vu en coupe sagittale (Sch.).

Fig. 4, 5 et 6. Stades successifs du développement de l'ovule (Uljanin).


1
G
P
P'
G'
g
g'
pl
cl
s
s'
ec.s
4
tes
ovr
5
ovl
6
pg
2
pbrg
brg
3

La *forme libre stolonifère* qui nous a servi de point de départ provient comme nous le verrons bientôt de l'œuf fécondé : elle est donc l'*oozoïte* (**36**, *fig. 1* et *2*). Comme elle sert pendant un certain temps au moins à nourrir les bourgeons qu'elle engendre, on la nomme aussi la *nourrice* (*Amme, nurse*). Elle perd en grandissant ses organes digestifs et respiratoires et se transforme en individu sensitif et moteur, chargé seulement de transporter toute une colonie d'êtres nés d'elle par bourgeonnement et fixés sur son appendice dorsal, chargé aussi de faire circuler les sucs nutritifs dont elle reste le réservoir central. Les premiers bourgeons nés d'elle, fixés sur les parties latérales de son appendice, sont les *bourgeons latéraux* (**37**, *fig. 1*, G., G'.) (*Lateralsprossen*) qui deviennent les nourriciers de la colonie qu'ils ne quittent jamais (*Ernährungsthiere*). Ils sont beaucoup plus petits que la nourrice, d'autant plus âgés qu'ils sont plus voisins de l'extrémité de l'appendice, mais tous de même taille dans les colonies âgées. Nous les appellerons avec Herdman les *gastrozoïdes*. La seconde série de bourgeons fixés sur deux rangs à la partie dorsale de l'appendice sont les *bourgeons médians* (**37**, *fig. 1*, p. p'. et *fig. 2*), libres de tous devoirs vis-à-vis de la colonie; ils ont pour fonction de porter, nourrir, conduire à bien les bourgeons sexués : ce sont les *phorozoïdes* (*Pflegethiere*) qui se détachent à maturité. Ils sont plus petits encore que les gastrozoïdes et, comme eux, d'autant plus âgés qu'ils sont plus loin de la base de l'appendice. Enfin la troisième série de bourgeons (**37**, *fig. 1*, *g.*) constitue les individus sexués. Nés de l'oozoïte, ils se fixent sur le pédoncule des phorozoïdes qui leur servent de nourrices et forment avec eux de petites colonies. Ils constituent les *bourgeons sexués* ou *gonozoïdes*. Devenus adultes ils se détachent et deviennent le *blastozoïte* (*fig. 3*) né par cette série de bourgeonnements compliqués et de nourrices intermédiaires, de l'individu stolonifère primitif ou oozoïte. Ce cycle peut se résumer ainsi :

Oozoïte. { Gastrozoïde.
Phorozoïde.
Gonozoïde. — Blastozoïte : Œuf : Oozoïte.

Les gastro-, phoro- et gonozoïdes sont tous des blastozoïtes, mais le dernier seul est le blastozoïte sexué capable d'engendrer l'oozoïte et de continuer le cycle évolutif (1).

Pour ne pas couper la description compliquée du cycle évolutif, nous avons anticipé et laissé en arrière des points sur lesquels nous devons

(1) Herdman, dont nous avons adopté les autres termes de nomenclature, appelle la nourrice *blastozoïde*, pour rappeler le fait qu'elle bourgeonne. Mais, *blastozoïte* ayant toujours été employé dans le sens d'individu né par bourgeonnement et non dans celui d'individu qui bourgeonne, il y aurait grand inconvénient à renverser le sens d'une expression ainsi consacrée par l'usage.

Les phénomènes compliqués de ce bourgeonnement ont été difficiles à démêler. On a cru longtemps que l'appendice dorsal était un stolon formateur des bourgeons insérés sur lui. Le vrai stolon était appelé *organe en rosette* et on ne savait rien de son rôle. Même il

maintenant revenir. Il nous faut décrire l'évolution des segments du stolon, montrer comment ils forment les gastrozoïdes, phorozoïdes et gonozoïdes, décrire les caractères différentiels de ces trois sortes de bourgeons ; et il nous restera ensuite à faire connaître la structure du blastozoïte sexué et le développement de l'œuf qui reproduira l'oozoïte stolonifère.

Évolution des bourgeons.

Phénomènes communs. — Le développement des bourgeons est le même au début pour les trois sortes, et c'est seulement vers la fin que se constituent les particularités caractéristiques de chacune d'elles.

Le bourgeon (**36**, *fig. 9*) est composé, comme le probourgeon dont il provient, d'une enveloppe ectodermique contenant sept masses cellulaires; savoir : 1° au centre, la masse pharyngienne d'origine endodermique (*ph.*) ; au-dessus de celle-ci, une grosse masse d'origine cloacale (*n.*), rudiment des organes nerveux; au-dessous, toujours dans le plan sagittal, une masse mésodermique qui formera le cœur; 2° sur les côtés, deux paires de masses cellulaires, l'une supérieure d'origine cloacale (*mcl.*) et qui formera les muscles, l'autre inférieure, d'origine pharyngienne (*o. g.*) et qui formera les organes génitaux. D'abord arrondi, il s'allonge (**36**, *fig. 10*), et la partie par laquelle il est fixé s'étire en un pédoncule terminé par l'épaississement épithélial qui constitue le placenta (*pl.*). L'évolution des organes internes peut être résumée très simplement. La masse pharyngienne centrale (*ph.*) se creuse et devient un large pharynx qui se met en communication (*b.*) avec le dehors par une courte invagination stomodœale. Le cloaque se forme par une invagination ectodermique dorsale (*cl.*) qui s'avance vers la cavité pharyngienne et s'étend surtout sur ses parties latérales, laissant entre elle et lui une cloison : la branchie. Le rudiment nerveux (*n.*) s'allonge, sa partie supérieure forme le ganglion, l'inférieure le prétendu nerf branchial dont la nature ganglionnaire est ainsi bien démontrée. Il forme aussi la glande prénervienne et l'organe vibratile qui ne se met que secondairement en relation avec le pharynx. Les deux masses latérales d'origine cloacale se portent tout à fait sur les côtés en refoulant le rudiment génital (*o. g.*) vers le centre du corps, et, s'aplatissant et se coupant en lanières, forme les muscles annulaires (*mcl.*). Le cœur, enfin, se développe en même temps que le péricarde par le procédé habituel d'invagination.

Gastrozoïdes. — Chez les bourgeons latéraux (**37**, *fig. 1*, *G.* et *G'.*), cette évolution donne naissance à un petit être dont la forme rappelle celle d'une cuiller et non celle d'un tonneau. Non seulement il est défiguré

avait été pris pour une Méduse parasite. C'est Grobben qui a reconnu sa véritable nature, il croyait que c'était un stolon ancestral devenu inutile et remplacé actuellement par l'appendice dorsal, véritable stolon physiologique. C'est Uljanin qui le premier a démontré que le stolon formait *tous* les bourgeons, que l'appendice dorsal n'était pas un stolon, et qui a fait connaître les relations physiologiques des diverses sortes de bourgeons dans le cycle évolutif.

par le gros pédoncule ventral par lequel il est porté, mais son corps même est très raccourci suivant son axe sagittal, qui reste beaucoup plus court que la dimension dorso-ventrale. En outre, le cloaque est si peu profond que la branchie fortement bombée en bas fait saillie au dehors, que l'anus est extérieur aussi, et que le rebord cloacal est réduit à un mince bourrelet limitant une ouverture de largeur démesurée. Ce bourrelet même finit par disparaître et, chez le gastrozoïde mûr, la branchie se continue directement avec la paroi latérale du corps. Le bord de la bouche a dix festons et est muni de remarquables organes tactiles saillants. La musculature, très réduite, ne comprend, dès l'origine, que deux muscles pour les deux orifices et un ou deux muscles pour le corps. Même, à la fin, ces muscles, lui étant inutiles puisqu'il ne doit jamais abandonner le parent qui les charrie, disparaissent tout à fait. Enfin, le rudiment des organes sexuels, au lieu de se développer s'atrophie.

Phorozoïdes. — Les phorozoïdes (**37**, *fig. 1*, *P.*) provenant des bourgeons médians ont mieux l'aspect du Doliolum libre. Leur musculature régulièrement développée comprend huit anneaux musculaires au lieu de neuf qu'avait le parent ; le cloaque a sa forme normale. Il y a douze festons à l'orifice buccal et douze à l'orifice cloacal, comme chez la forme sexuée ; mais les organes génitaux ne se développent pas non plus, et le corps est muni d'un gros pédoncule qui se détache de la face ventrale en avant du cloaque et dans lequel s'avance un prolongement de la septième bande musculaire. Ce pédoncule se termine par un épaississement cellulaire représentant la partie non maternelle du placenta épithélial. Arrivés à maturité, ces individus se détachent et nagent au moyen des contractions de leurs muscles, traînant après eux leur gros pédoncule chargé des quatorze à vingt bourgeons sexués nés du probourgeon unique qui s'est fixé sur lui (**37**, *fig. 2*).

Gonozoïdes. — Les bourgeons sexués (**37**, *fig. 3*) se développent en jeunes Doliolums, de conformation tout à fait régulière ; leur rudiment sexuel se développe et, arrivés à maturité, ils se détachent du pédoncule de leur parent pour mener une vie libre. A cet état, ils constituent la seconde forme caractéristique du Doliolum, le blastozoïte sexué qui, né de l'oozoïte stolonifère par le bourgeonnement compliqué que nous venons d'étudier, reproduira cet oozoïte par voie sexuelle.

Forme sexuée (gonozoïde ou blastozoïte).

Si l'on met à part les organes en rapport avec le mode de reproduction, la forme sexuée diffère si peu de la nourrice jeune, qu'on peut la décrire par différence, en partant de celle-ci. Supposons donc que nous ayons sous les yeux une nourrice et voyons quelles modifications il faudra lui faire subir pour la transformer en l'individu sexué adulte. D'abord, il faudra supprimer l'appendice dorsal et le stolon ; puis il faudra donner à chaque orifice les caractères qu'avait l'orifice opposé :

au lieu de dix festons buccaux et douze cloacaux, il y en a douze buccaux et dix cloacaux; puis il faudra diminuer les anneaux musculaires et en supprimer un, le second, car ceux des orifices restent à leur place, mais il n'y en a que huit en tout et le ganglion nerveux qui était dans le quatrième intestin passe dans le troisième. La régularité des intervalles est néanmoins conservée. La branchie au lieu d'être plane se montre plus ou moins bombée dans la cavité cloacale, et ses insertions remontent plus haut surtout du côté ventral, ce qui raccourcit l'endostyle. De plus, ses trémas, au lieu d'être réduits à quatre paires, forment deux séries de fentes plus étroites et plus nombreuses. L'otocyste n'existe plus. Enfin, et c'est là, naturellement, le principal caractère, en place du stolon et de l'appendice dorsal disparus il y a dans le nucleus des *organes génitaux*.

Ces organes comprennent un ovaire (**37**, *fig.* 3, *ovc.*) et un testicule (*tes.*) impairs l'un et l'autre et rejetés un peu à gauche. Ils s'ouvrent l'un à côté de l'autre sur la paroi cloacale qui revêt en bas et en arrière le nucleus, un peu à gauche de la ligne médiane. L'*ovaire* est situé au-dessous de l'intestin. Il se compose d'une masse de cellules germinales renfermée dans une enveloppe cellulaire et d'un œuf très gros (**37**, *fig.* 6, *ovl.*), contenu dans un diverticule folliculaire qui communique avec le sac ovarique tout près de son ouverture dans le cloaque. L'oviducte, qui suspend le tout à la paroi cloacale, est si court qu'on peut le dire absent. Le *testicule* (**37**, *fig.* 3 à 6, *tes.*), plus volumineux que l'ovaire et plus allongé, s'avance depuis le pore sexuel jusqu'auprès de l'endostyle. Il est composé lui aussi d'un sac cellulaire sessile contenant des cellules germinales qui, ici, évoluent en spermatozoïdes.

Développement.

Lorsque l'ovaire est encore jeune, il est constitué par un simple sac épithélial rempli de cellules qui sont les ovules jeunes. Au moment où la maturité sexuelle commence à se manifester, un de ces ovules grossit et distend fortement l'enveloppe qui l'entoure étroitement de manière à former un diverticule de la membrane ovarienne générale, appelé l'*ovisac*. Dans cet ovisac il est entouré d'une couche de cellules qui sont des ovules de même origine que lui, mais qui ne grossissent pas et lui forment une enveloppe folliculaire (**38**, *fig.* 1, *f.*). Quand il est mûr, il est pondu avec son enveloppe folliculaire, passe dans le cloaque d'où il est immédiatement expulsé, et tombe au fond de l'eau. Un second ovule grossit et se comporte de même, puis un troisième. Mais il n'y a jamais plus d'un œuf mûr à la fois, ni plus de trois successivement. Après la ponte du troisième, l'ovaire épuisé s'atrophie, et alors seulement commence la maturation du testicule.

Ainsi il n'y a ni placenta ni incubation de l'œuf dans le cloaque comme chez les Salpes. L'œuf est complètement abandonné. Aussi se

développe-t-il très rapidement en une larve capable de pourvoir elle-même aux nécessités de son accroissement. En quelques heures, cette larve est formée, et peu après elle est apte à chercher elle-même sa nourriture.

Dès après la fécondation, se forme une membrane vitelline anhiste (**38**, *fig. 1* à *3*, *mv.*) qui sépare l'œuf de son enveloppe folliculaire (*f.*). Bientôt après, le vitellus se concentre, expulsant une abondante quantité de liquide qui distend la membrane vitelline et écarte les cellules folliculaires qui se trouvent de la sorte accolées à cette membrane, mais éparses, sans lien entre elles. D'ailleurs, elles ne jouent aucun rôle dans le développement et sont finalement rejetées avec la membrane vitelline au moment de l'éclosion.

La segmentation totale et régulière donne naissance à une blastula qui s'invagine emboliquement en une gastrula typique (**38**, *fig. 3*).

Ici se trouve une lacune dans les observations. Après la gastrula, on trouve un embryon piriforme formé d'un ectoderme contenant trois masses cellulaires, sans cavité intérieure. L'une de ces masses, dorsale et supérieure, très volumineuse à ce moment, deviendra le système nerveux (**38**, *fig. 4*, *n.*). Au-dessous, se trouve, en avant, un amas de grandes cellules vacuolaires (*c.*), représentant la corde dorsale, et en arrière un groupe de petites cellules de nature mésodermique (*ms.*). On ne sait comment cela s'est formé, ni ce qu'est devenu l'endoderme de la gastrula. Mais, à en juger d'après l'aspect des parties, il semble que le rudiment nerveux se soit formé par prolifération profonde de l'ectoderme, et si, pour la corde dorsale, les choses se passent comme chez les autres Tuniciers, elle doit provenir de l'endoderme primitif.

Rapidement la larve s'allonge et s'effile à ses extrémités, tandis que le milieu se renfle en une grosse vésicule (**38**, *fig. 6*, *v.*). Ainsi se délimitent trois régions superposées.

Dans la région céphalique, on remarque un long prolongement ectodermique, destiné à disparaître sans avoir rien formé. Au-dessous de lui et dorsalement, est le rudiment nerveux (*n.*), devenu plus long et relativement moins volumineux. Au-devant du rudiment nerveux, l'ectoderme forme une invagination profonde et étroite (*b.*) qui représente un endoderme secondaire et qui, en s'agrandissant, formera la cavité pharyngienne. Enfin, sur les côtés de la région céphalique se trouve une paire de lames mésodermiques (*ms.*). La région inférieure ou caudale est formée d'un axe de grandes cellules vacuolaires (*c.*) qui sont celles de la corde, orientées suivant une disposition nouvelle. Sur ses côtés, tout au sommet de la corde, se trouve une paire de lames mésodermiques (*ms'.*). Quant à la région moyenne renflée, elle est entièrement vide, formée seulement d'une vésicule (*v.*) à paroi ectodermique et pleine de liquide. C'est cette vésicule qui en se formant a disloqué le rudiment mésodermique du stade précédent en deux masses, une céphalique et une caudale, qui, en chacune de ces régions, se sont disposées en deux

lames latérales symétriques. Le développement de ces divers rudiments est très simple et facile à saisir.

Le rudiment nerveux reste renflé dans sa partie moyenne qui formera le ganglion et la glande prénervienne ; mais ses extrémités s'allongent. La supérieure se creuse en outre et se met en communication avec la cavité pharyngienne (**38**, *fig.* 8 à *10*, *n.*) quand celle-ci s'est développée, et devient l'organe vibratile. L'inférieure devient ce prétendu nerf inférieur que nous avons vu chez l'oozoïte se perdre vers l'insertion dorsale de la branchie. Cette origine montre bien que ce n'est pas là un nerf, mais un cordon dépendant du système central et représentant le *cordon viscéral* des Ascidies (¹).

L'invagination endodermique (*b.*) grandit beaucoup et devient le pharynx. A la partie postérieure, au-dessus de la portion moyenne vésiculeuse du corps, une autre invagination forme le cloaque, et la branchie, dérivée de la cloison de séparation entre ces deux cavités, se perce de quatre paires de trémas. Du fond du pharynx pousse un bourgeon plein qui, en s'allongeant, forme le tube digestif dont la cavité se montrera seulement un peu plus tard (²).

Le mésoderme caudal s'emploie tout entier à former les muscles moteurs de la queue, sauf un certain nombre de cellules de sa partie supérieure qui se désagrègent pour former des globules sanguins. Le mésoderme céphalique sépare d'abord une petite masse ventrale qui formera le cardio-péricarde et le rudiment mésodermique du stolon ; une autre partie se coupe en lanières qui forment les muscles annulaires du corps. Ce qui reste se désagrège pour former des globules sanguins. Arrivée à cet état, la larve a l'aspect d'un petit Doliolum de forme tout à fait normale mais qui porte, inséré à la partie inférieure et ventrale de son corps, un énorme appendice formé de la vésicule moyenne et de la queue qui lui fait suite. Grâce aux mouvements de cette queue, il peut déjà nager, bien qu'il soit encore contenu dans sa membrane vitelline qui suit les mouvements de cet organe. Il contracte aussi ses muscles annulaires mais, comme la réaction produite par les courants ainsi déterminés se passe dans la cavité de la membrane vitelline, elles ne lui sont d'aucun secours pour se mouvoir. Mais à un moment donné, la membrane vitelline s'ouvre et la larve mise en liberté se lance à la nage en quête de nourriture.

Les transformations qu'elle subit pour devenir l'oozoïte qui a été notre point de départ consistent dans l'atrophie de la queue, qui commence dès l'éclosion sinon même avant. Cette atrophie se produit

---

(¹) Plus tard, l'otocyste se forme d'un groupe de trois cellules épithéliales juxtaposées, recevant chacune un nerf. La cellule centrale devient l'otocyste, les deux cellules satellites restent couchées à ses côtés. Les cellules épithéliales voisines leur forment une sorte de lit qui plus tard se creuse légèrement. En face, du côté droit, se trouve aussi un groupe de trois cellules, mais qui ne subit aucune évolution particulière.

(²) La glande pylorique naît de même d'un bourgeon plein qui pousse au pylore.

DOLIOLIDA

(TYPE MORPHOLOGIQUE)

(*Suite*).

Développement de l'œuf.

b., bouche;
c., corde;
f., cellules folliculaires;
ms., lames mésodermiques supérieures;
ms'., lames mésodermiques inférieures;
m. v., membrane vitelline;
n., système nerveux;
r., reste des parties dégénérées;
v., vésicule.

Fig. 1 à *10.* Stades successifs du développement (d'ap. Uljanin).

Fig. 1. Œuf entouré de sa membrane vitelline et de son enveloppe folliculaire (d'ap. Uljanin).

Fig. 2. Commencement de la segmentation, distension de la membrane vitelline et disjonction des cellules folliculaires (d'ap. Uljanin).

Fig. 3. Stade gastrula (d'ap. Uljanin).

Fig. 4. Embryon piriforme contenant trois masses cellulaires (d'ap. Uljanin).

Fig. 5. Embryon chez lequel une des masses cellulaires s'isole pour former la corde (d'ap. Uljanin).

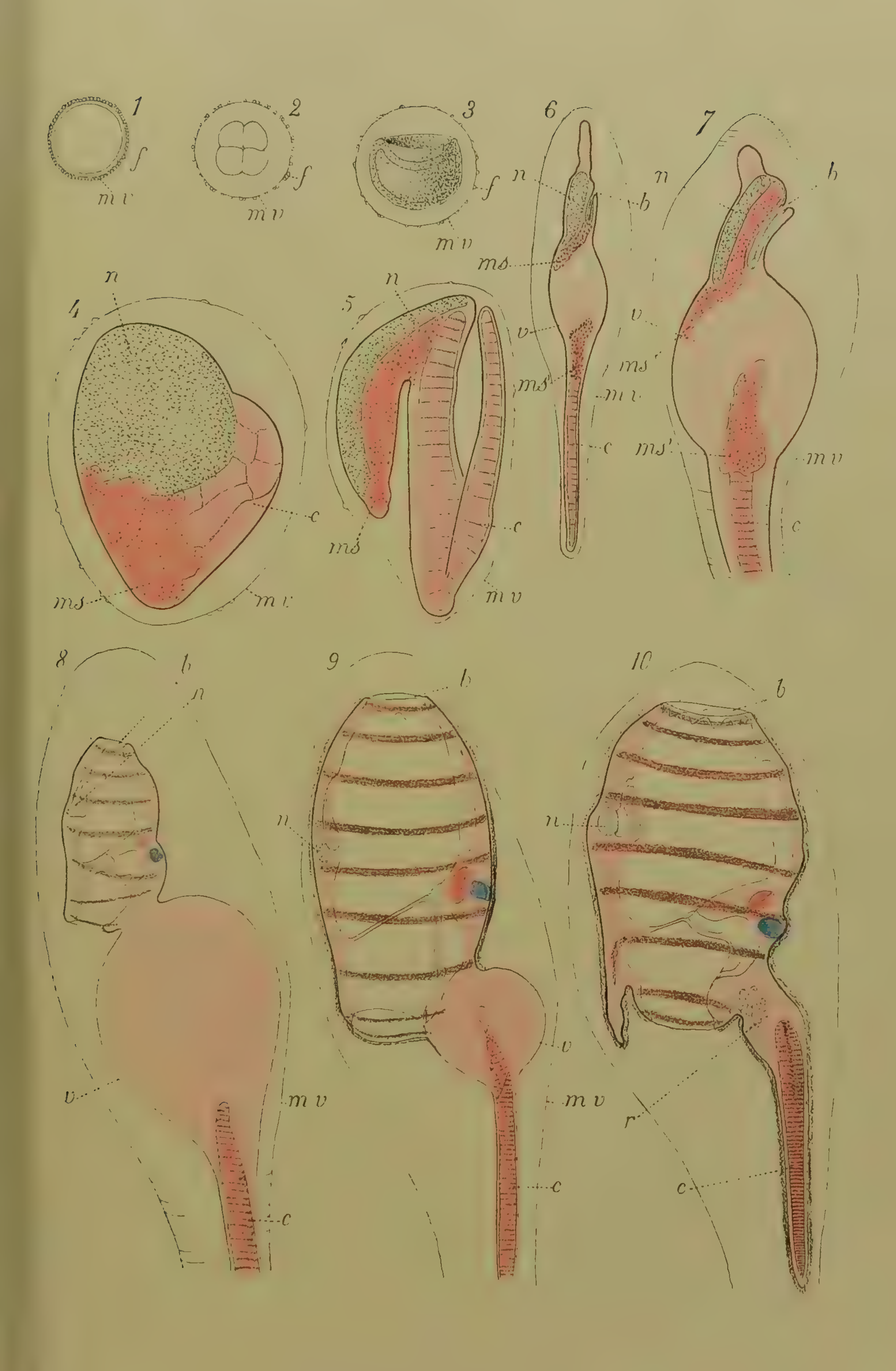
Fig. 6. L'embryon s'allonge et s'effile à ses extrémités, une grosse vésicule apparaît dans sa région moyenne et forme une invagination buccale (d'ap. Uljanin).

Fig. 7. Extrémité supérieure d'une larve chez laquelle l'étirement de l'extrémité supérieure commence à disparaître (d'ap. Uljanin).

Fig. 8. Une invagination opposée à l'invagination buccale forme le cloaque et la forme définitive se complète dans la partie qui surmonte la vésicule (im. Uljanin).

Fig. 9. L'embryon a atteint sa forme définitive et la corde commence à disparaître ainsi que la vésicule (d'ap. Uljanin).

Fig. 10. L'appendice caudale prend naissance et la corde et la vésicule achèvent de disparaître (d'ap. Uljanin).


1
f
mv
2
f
mv
3
f
mv
6
n
b
ms
v
ms'
mv
c
7
n
b
v
ms'
ms'
mv
c
4
n
c
ms
mv
5
n
ms
c
mv
8
b
n
v
mv
c
9
b
n
v
mv
c
10
b
n
r
c

par dislocation des cellules de la corde et dégénérescence graisseuse des muscles caudaux. Les éléments de ces tissus se répandent dans la cavité générale où ils se réduisent en globules qui sont finalement résorbés. L'ectoderme suit la régression de la queue et revient progressivement sur lui-même.

Le jeune oozoïte n'a plus qu'à former son stolon, nous avons vu comment, et à développer son appendice dorsal qui, on le voit, n'a rien de commun avec la queue de la larve, puisque celle-ci (*c.*) est ventrale par rapport au cloaque, tandis que l'appendice est dorsal.

GENRES

Doliolum (Quoy et Gaymard). C'est le genre même que nous avons décrit comme type morphologique (3 ou 4mm à 2 ou 3cm; Méditerranée, Atlantique, Australie, Pacifique, surtout dans les régions chaudes).

Borgert propose de le diviser en deux sous-genres :
Doliolina (Borgert) à branchie peu ou point bombée vers le cloaque, et
Dolioletta (Borgert) à branchie fortement bombée en bas.

Anchinia (Eschholtz). On ne connaît de ce genre que des fragments de l'appendice dorsal de la nourrice avec les bourgeons fixés sur eux. Mais il est facile par leur moyen de se faire une idée de l'appendice entier. Très long, grêle, parfaitement transparent, il est constitué par un simple cylindre épithélial à larges cellules aplaties (fig. 164, *c.*) recouvert d'une tunique (*ct.*) et rempli à l'intérieur d'une masse de substance tunicale. Il ne pourrait en être de même chez le Doliolum, où la cavité de l'appendice communique avec la cavité générale. C'est là une différence dont on ne pourra connaître la signification que lorsqu'on aura trouvé la nourrice (¹). Dans la tunique interne comme dans l'externe se trouvent des cellules émigrées; et, à la face externe, du côté ventral, se trouvent en outre de nombreuses cellules ambulantes, qui sont restées là après avoir transporté les bourgeons en ce point. Sur la face dorsale du tube épithélial, recouvert par conséquent par la tunique externe, s'étend un cordon stolonial (fig. 165 et 166, *t.*) qui était évidemment en continuité avec le stolon ventral de la nourrice inconnue. Sur la partie proximale de l'appendice, ce cordon est continu, bien

Fig. 164.

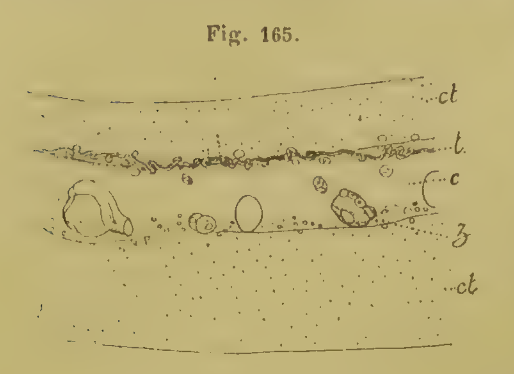


Anchinia. Coupe transversale de l'appendice dorsal (d'ap. Barrois).

(¹) Nous nous permettrons de suggérer l'hypothèse suivante. L'appendice dorsal, lorsqu'il était en place sur la nourrice inconnue, était, comme chez le Doliolum, rempli de sang. Lorsqu'il s'est détaché le sang s'est écoulé et l'eau de mer a envahi le tube. Sous l'influence de cette excitation due à la nature du milieu, les cellules épidermiques se sont mises à sécréter de la substance tunicale à leur face interne, comme elles le font normalement à leur face externe toujours en rapport avec ce milieu. Il y aurait là un intéressant exemple de déterminisme dû aux conditions ambiantes.

que très contourné; sur la partie moyenne, il est égrené en probourgeons dessinant une rangée dorsale; sur la partie distale, il a tout à fait disparu. — Les bourgeons (fig. 165, *z.*) sont logés dans la tunique externe; mais, sur la partie dorsale, ils sont jeunes et non fixés, tandis que les gros, fixés, occupent la face ventrale et sont d'autant plus ventraux qu'ils sont plus développés. A part cela, ils sont disposés sans ordre, sans aucune symétrie régulière. Sur les parties proximale et moyenne de l'appendice, les bourgeons se développent en zoïdes asexués, mais ils diffèrent dans ces deux régions par quelques caractères secondaires portant surtout sur la répartition des taches pigmentaires. Ceux de la région de l'appendice, où il n'y a pas de cordon stolonial ni de probourgeons alignés, se développent en gonozoïdes plus grands et pourvus d'organes sexuels. On voit donc qu'il n'y a pas ici de phorozoïdes, que les bourgeons sexués se développent directement sur l'appendice dorsal de la nourrice, mais sur la portion distale de cet appendice, la portion proximale étant réservée aux zoïdes asexués. A maturité ces bourgeons, quelle que soit leur nature, se détachent et deviennent libres, les sexués pour se reproduire sexuellement, les asexués pour devenir on ne sait quoi. En sorte qu'on ne peut dire si ceux-ci ont la signification de gastrozoïdes, puisqu'ils se détachent à maturité sans qu'on sache ce qu'ils deviennent et que l'on ignore si la nourrice est dépourvue de tube digestif et a besoin du secours de bourgeons nourriciers.

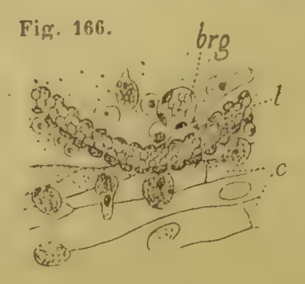
Fig. 165.



Anchinia. Appendice dorsal (d'ap. Barrois).

c., cylyndre central; **ct.**, substance tunicale externe; **t.**, cordon stolonial; **z.**, zoïde.

Fig. 166.



Anchinia. Détail de structure de l'appendice dorsal (d'ap. Barrois).

brg., bourgeons; **c.**, cylindre épithélial; **t.**, cordon stolonial.

Le gonozoïde libre, venant de se détacher est un petit être dolioliforme à axe sagittal très raccourci (fig. 167), moitié moins grand que l'axe dorso-ventral. Il a la constitution générale d'un Doliolum sexué, mais en diffère par de nombreux caractères. La tunique est épaisse et contient des cellules émigrées. La bouche, relativement petite, est ornée de papilles dont une dorsale plus grande; l'orifice cloacal

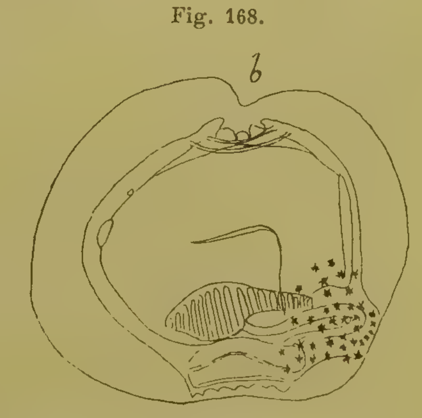
Fig. 167.

Anchinia. Gonozoïde (d'ap. Barrois).

b., bouche.

est aussi garni de papilles mais toutes égales. Au-dessus de lui, s'insère un appendice dorsal qui rappelle celui de la nourrice du Doliolum, mais fin, dressé, rigide. Cet organe s'atrophie rapidement chez l'animal devenu libre. La musculature est réduite à quatre anneaux disposés en deux sphincters buccaux et deux cloacaux, dont le dernier se prolonge dans l'appendice, et à un curieux muscle contourné en S sur les parties latérales du pharynx. — Le pharynx, très vaste, contient un court endostyle ventral d'où partent les bandes ciliées ventrale et péripharyngiennes. Ces dernières viennent s'enrouler en spirale autour du tubercule vibratile situé tout au sommet de la cavité. La branchie s'insère beaucoup plus haut sur les côtés que dans le plan médian, formant ainsi deux diverticules latéraux du cloaque qui se trouve être très peu profond au milieu, mais assez creux sur les côtés. Elle porte de nombreuses fentes en deux séries parallèles. — Le nucleus est contenu entre ses deux lames, dans sa partie médio-ventrale. L'orifice œsophagien est situé très dorsalement sur la branchie, le tube digestif est ployé en *U*, l'anus étant situé, lui aussi, très en arrière. Il y a une paire de glandes pyloriques s'ouvrant par un orifice commun. Le cœur est juste au-dessous de l'extrémité inférieure de l'endostyle. Le ganglion nerveux est situé, par une exception unique, au-dessus de l'organe vibratile et assez loin de lui. Il émet des nerfs pour les orifices, les muscles, la branchie, et en outre un nerf intestinal qui semblerait représenter le cordon viscéral du Doliolum et des Ascidiens, mais qui est pair ([1]). Les organes génitaux sont, comme chez Doliolum, situés un peu à droite et constitués comme chez ce dernier, sauf que le testicule est digité et s'étale sur l'intestin. L'orifice sexuel est commun pour les deux glandes. Au-dessous du nucleus se montre une légère protubérance, reste du pédoncule d'attache qui s'atrophie rapidement.

Fig. 168.



Anchinia. Première forme stérile (d'ap. Barrois).
b., région buccale.

Les zoïdes asexués (fig. 168) ne diffèrent des précédents que par une taille moindre, par l'absence d'organes sexuels et de prolongement dorsal et par quelques autres caractères d'importance médiocre. Les unes et les autres sont rattachés à l'appendice dorsal par un pédoncule ventral terminé par un placenta épithélial en tout comparable à ce que l'on observe chez le Doliolum. Il n'y a pas correspondance exacte entre les zoïdes de l'Anchinie et ceux du Doliolum et on ne peut leur appliquer les déno-

([1]) Barrois et Kovalevsky décrivent, outre l'organe vibratile, une *fossette olfactive* innervée par un nerf impair et située au-dessus du ganglion. Nous ne comprenons pas quel rapport peut exister entre cet organe et l'organe vibratile situé au-dessous du ganglion. Ils ne parlent pas de glande prénervienne.

minations correspondantes. Les gonozoïdes se correspondent bien dans les deux cas, mais ici ils sont fixés directement sur l'appendice. Quant aux zoïdes asexués des deux sortes, ils ne sont ni des phorozoïdes puisqu'ils ne portent pas les gonozoïdes, ni des gastrozoïdes, puisqu'ils se détachent à maturité, et qu'en outre on ne sait pas si la nourrice est, comme celle du Doliolum, réduite à être nourrie par ses bourgeons (Zoïdes sexués : 7 à 8mm; zoïdes asexués : 3 à 4mm. Méditerranée, à Villefranche surtout, et à Naples. On pense que la nourrice inconnue doit vivre au fond et être très délicate (1).

Dolchinia (Korotneff). Comme le précédent, ce genre n'est connu que par l'appendice dorsal de la nourrice et les bourgeons fixés sur elle. En lui donnant ce nom, son auteur (2) a voulu marquer qu'il participe à la fois du Doliolum et de l'Anchinie. Pour ne pas tomber dans l'abus des répétitions, nous le décrirons en parlant de ces deux genres et signalant seulement les particularités du troisième.

L'appendice dorsal (fig. 169) est très grand, mesurant 2 centimètres de diamètre et 25 centimètres de longueur, les fragments qui

---

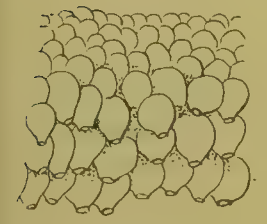
(1) Le développement des bourgeons est fort différent de ce qu'il était chez Doliolum. Il a été décrit par Barrois. Cela nous entraînerait trop loin de le décrire en détail. Nous résumerons seulement les faits essentiels.

Le stolon se compose d'une enveloppe ectodermique et d'un contenu considéré comme endodermique, bien que l'on ne sache rien de son origine, et qui est formé de quelques files cellulaires (6 à 8 cellules sur chaque coupe transversale), avec une minime cavité irrégulièrement répartie entre elles. Dans la région où le stolon est continu, les bourgeons ne peuvent se former que par des diverticules latéraux, comprenant les mêmes éléments que le cordon stolonial et se séparant de lui par étranglement. Dans la région où le cordon est égrené, ce sont ses segments qui constituent les bourgeons; les zoïdes sexués de la région terminale doivent avoir une origine semblable et provenir d'une région terminale du cordon stolonia disparue par égrènement et dispersion de ses segments. Les bourgeons sont transportés à leurs places définitives à la face ventrale par des cellules ambulantes, d'origine tunicale. Ces bourgeons se soudent à l'épiderme de l'appendice et, au point de soudure, se développe, sur les deux lames épidermiques en contact, un placenta épithélial. — Voici maintenant les principaux faits de l'organogénèse du bourgeon. L'ectoderme n'a qu'à se développer pour former son épiderme. La masse cellulaire centrale se divise en quatre parties : 1° une nerveuse qui formera en bas le cordon viscéral (et même un ganglion viscéral), en haut l'organe vibratile qui se mettra en communication avec le pharynx et donnera le ganglion cérébral par foisonnement de ses cellules; 2° une pharyngo-intestinale qui formera le pharynx, le tube digestif et, par un diverticule détaché, le cardio-péricarde; 3° une génitale qui formera les deux glandes sexuelles (bien entendu chez les seuls zoïdes sexués); et 4° une mésodermique dont une partie formera une masse, l'éléoblaste, tandis que le reste se désagrégera pour donner des globules sanguins. La bouche et l'anus se mettent de bonne heure en communication directe avec le dehors. Le cloaque se forme par deux invaginations indépendantes percées chacune d'un seul orifice cloaco-pharyngien, ce qui, concurremment avec l'anus encore superficiel, donne à ce moment à l'embryon une remarquable ressemblance avec les Appendiculaires. Mais la partie intermédiaire aux deux orifices cloacaux s'enfonce à son tour pour former la partie moyenne du cloaque qui entraîne l'anus avec elle, tandis que les trémas se multiplient, effaçant la ressemblance passagère que nous avons signalée. Les zoïdes mûrs se détachent après dégénérescence de leur placenta et leur pédoncule d'attache se résorbe rapidement.

(2) Korotneff rapporte le parrainage du genre à Hugo Eisig.

atteignaient cette longueur étant incomplets [1]. Il a la même structure que celui d'Anchinie et la répartition transversale des zoïdes est la même, mais il n'y a pas de régions longitudinales différentes. A la face dorsale, il porte une petite gouttière longitudinale, mais pas de cordon stolonial. Il n'y a, entre les zoïdes plus ou moins développés, que des bourgeons et des probourgeons errants, charriés par leurs cellules ambulantes qui forment à ceux-ci une gaine complète, à ceux-là une escorte de trois à quatre cellules. Les probourgeons se divisent en bourgeons à la manière ordinaire; les bourgeons se fixent, à la manière ordinaire aussi, et deviennent des zoïdes asexués, insérés partout sur l'appendice, mais toujours les plus jeunes dorsalement et les plus âgés de plus en plus ventralement à mesure qu'ils sont plus gros. Ainsi, tout bourgeon fixé directement sur l'appendice donne un zoïde asexué. Mais quand ces zoïdes grandissent, il se forme à la base de leur pédoncule, par dépression de la tunique de l'appendice qu'ils refoulent pour la traverser, une fossette où viennent tomber des probourgeons n'ayant pas encore épuisé leur faculté de se diviser. Là, ceux-ci achèvent de se diviser en bourgeons qui, au lieu d'errer, restent à cette place et s'attachent au pédoncule du zoïde asexué qui leur sert de *Pflegethier*. En grandissant, ces bourgeons donnent autant de zoïdes sexués comme chez le Doliolum.

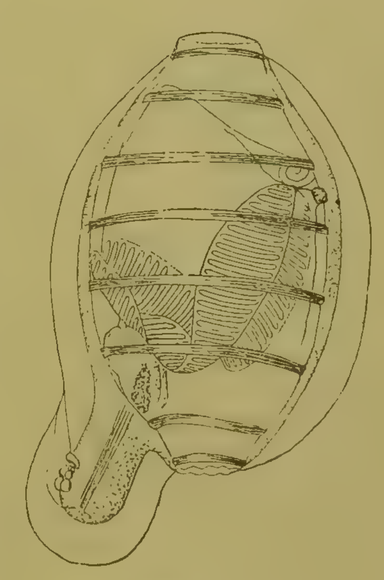
Fig. 169.



Morceau d'appendice dorsal de *Dolchinia mirabilis* (d'ap. Korotneff).

La structure des zoïdes (fig. 170) diffère à peine de celle de Doliolum. La branchie est fortement bombée en bas; le cloaque forme vers le haut quatre diverticules, deux dorsaux et deux ventraux symétriques, dus à ce que la branchie s'insère au pharynx plus haut à leur niveau que dans les points intermédiaires. Il y a neuf anneaux musculaires bien développés permettant des mouvements énergiques, en sorte que la colonie est beaucoup plus mobile que celle de l'Anchinie; mais le 7e est très incomplet, représenté seulement par deux rubans musculaires qui descendent dans le pédoncule. Le ganglion nerveux est situé entre les 3e et 4e anneaux musculaires; la fossette olfactive est placée normalement au-dessus de lui. Il n'y a pas d'otocyste. La

Fig. 170.



Bourgeon de *Dolchinia mirabilis* (d'ap. Korotneff).

(1) La nourrice qui le portait semblerait donc devoir être énorme, mais Korotneff suggère qu'elle peut être de taille modérée et perdre de bonne heure son appendice qui grandit ensuite nourri par ses bourgeons.

glande pylorique est double avec deux orifices distincts. Enfin, la glande sexuelle est unique et forme les œufs à l'entrée, les spermatozoïdes au fond. L'union des zoïdes à l'appendice se fait par le placenta épithélial habituel. A maturité, les zoïdes sexués se détachent, mais les asexués restent fixés à la colonie (1).

La correspondance du cycle évolutif avec celui du Doliolum est moins imparfaite que chez l'Anchinie. Les bourgeons sexués représentent exactement les gonozoïdes, et les asexués seraient exactement des phorozoïdes, mais ils semblent aussi remplir concurremment le rôle de gastrozoïdes pendant leur jeunesse. D'ailleurs, ici aussi, on ignore si la nourrice a besoin ou non d'être nourrie par ses bourgeons (Zoïdes adultes, 5mm. Trouvé en abondance, mais une seule fois à Naples en 1891. Jamais revu depuis. On pense qu'ici aussi, la nourrice inconnue habite les grands fonds et qu'elle est très fragile. Elle semblerait devoir être très grande comme celle de l'Anchinie, mais on peut faire ici les mêmes réserves qu'au sujet de cette dernière (Voir la note de la page précédente).

3e Sous-Classe

ASCIDIÉS. — *ASCIDIÆ*

[*Ascidiacés*; — *Ascidiacea* (de Blainville); — Tethyes; *Tethyæ* (Savigny)]

TYPE MORPHOLOGIQUE

Ce type peut être défini en quelques lignes par comparaison avec le type général des Tuniciers (Voir page 132 à 154). Les deux premières sous-classe étant composées de formes pélagiques à facies tout spécial nous n'en avons que fort peu tenu compte dans l'établissement du type général. Celui-ci se trouve donc naturellement représenter surtout les caractères de cette troisième sous-classe. Pour le rendre tout à fait conforme au type de celle-ci, il suffirait de modifier en lui deux caractères que nous lui avons attribués pour tenir compte, dans la mesure du possible, de la structure des Thaliés : il faudrait remonter plus haut sur la face dorsale le cloaque que nous avons placé le plus près possible de l'extrémité inférieure du corps tout en le faisant nettement dorsal à peu près comme chez les Salpes; il faudrait aussi déplacer la masse viscérale et l'abaisser au-dessous de la branchie ou la rejeter latéralement si elle reste à son niveau. Mais ce sont là des points très secondaires ; les connexions et les relations générales des Ascidiés sont parfaitement respectées dans notre type des Tuniciers, et il est des Ascidiés qui ont le

(1) Les bourgeons extrêmement petits sont formés d'abord d'un amas cellulaire dans lequel se dessinent une couche ectodermique et deux groupes intérieurs. L'un de ces derniers, constitué de cellules un peu plus grosses (endodermiques?) forme le pharynx qui bourgeonne le tube digestif, et les muscles; le second (mésodermique?) forme le système nerveux et les organes génitaux. L'ectoderme forme, outre l'épiderme, un stomodæum et l'invagination cloacale.

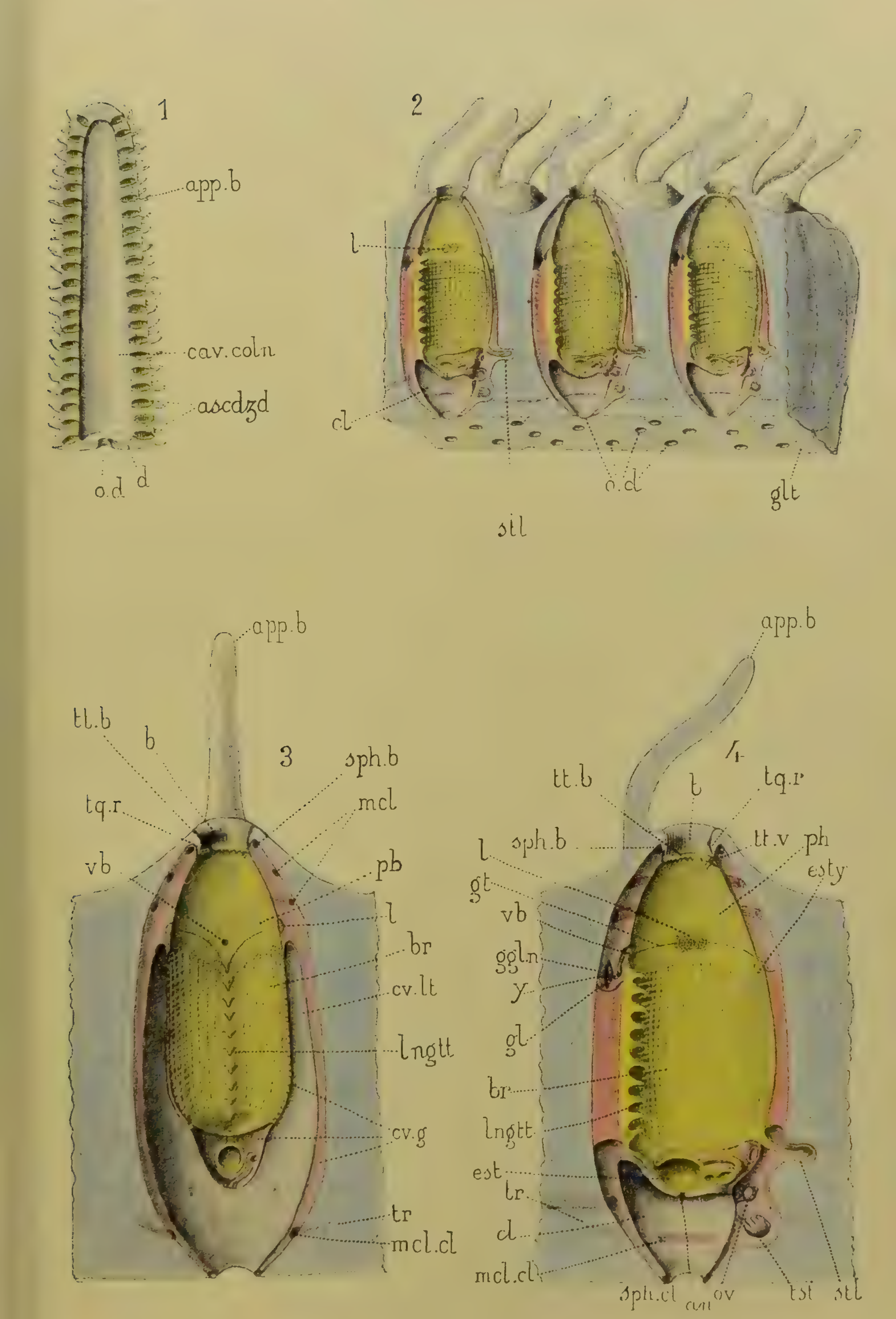
Pl. 39.

PYROSOMIDÆ

TYPE MORPHOLOGIQUE.

an., anus;
app. b., appendice buccal;
ascdzd., ascidiozoïde;
b., bouche;
br., branchie;
cav. coln., cavité interne du tube colonial;
cl., cloaque;
cv. g., cavité générale;
cv. lt., cavité péribranchiale;
d., diaphragme;
est., estomac;
esty., endostyle;
ggl. n., ganglion nerveux;
gl., glande prénervienne;
glt., substance tunicale du tube colonial;
gt., cercle péricoronal formant une côte saillante;
l., organe de la phosphorescence;
lngtt., languettes dorsales;
mcl., muscles;
mcl. cl., muscle arciforme du cloaque;
o. cl., orifices cloacaux;
o. d., orifice du diaphragme;
ov., ovaire;
ph., pharynx;
sph. b., sphincter buccal;
sph. cl., sphincter cloacal;
stl., stolon;
tq. r., tunique réfléchie;
tr., faisceaux de fibres tunicales servant de tendons aux muscles arciformes;
tt. b., tentacules buccaux;
tst., testicule;
tt. v., tentacule ventral médian;
v. b., organe vibratile;
y., œil.

Fig. 1. Coupe sagittale d'un tube colonial (Sch).
Fig. 2. Morceau du tube colonial avec les ascidiozoïdes en position morphologique (Sch.).
Fig. 3. Coupe frontale passant par l'axe du corps d'un ascidiozoïde. Aspect de la partie dorsale (Sch.).
Fig. 4. Coupe sagittale d'un ascidiozoïde (Sch.).


1
app.b
cav.coln
ascdzd
o.d
d
2
l
cl
o.cl
glt
stl
app.b
tt.b
b
3
sph.b
tq.r
mcl
vb
pb
l
br
cv.lt
lngtt
cv.g
tr
mcl.cl
app.b
tt.b
t
4
tq.r
sph.b
tt.v
ph
l
esty
gt
vb
ggln
y
gl
br
lngtt
est
tr
cl
mcl.cl
sph.cl
an
ov
tst
stl

cloaque aussi bas que lui et la masse viscérale en avant de la branchie comme lui.

Il faut faire remarquer enfin que, dans la progression de caractères que nous avons indiquée pour divers organes en montrant les perfectionnements successifs, ce sont toujours les derniers termes qui s'appliquent aux Ascidiés. Ainsi, le cercle péricoronal a ici toujours la forme d'une gouttière et jamais celle d'arcs ciliés, la branchie a toujours des sinus transversaux et toujours (sauf quelques formes exceptionnelles des grands fonds) des trémas; il y a toujours une cavité péribranchiale; dans l'appareil circulatoire, les principaux sinus sont toujours nettement dessinés, etc., etc.

La sous-classe des Ascidiæ se divise en trois ordres :

Lucida, ayant pour type le Pyrosome, qui forme des colonies nées par bourgeonnement, libres, nageantes, pélagiques, et faisant la transition aux Thaliés;

Synascida ou Ascidies composées, formant par bourgeonnement des colonies fixées;

Monascida ou Ascidies simples, fixées aussi, mais ne bourgeonnant pas et restant solitaires.

1er Ordre

LUCIDES. — *LUCIDA*

[*Ascidiæ luciæ* (Savigny) (1); — Ascidies salpiformes; *Ascidiæ salpæformes* (Auct.)]

Cet ordre, comprend un seul sous-ordre.

Sous-Ordre

PYROSOMIDÉS. — *PYROSOMIDÆ*

[*Pyrosomidæ* (T. R. Jones)]

TYPE MORPHOLOGIQUE

(Pl. 39 à 43 et fig. 171 a 178)

L'ordre ne contenant qu'un seul genre, c'est ce genre unique, *Pyrosoma*, qui sera ici décrit comme type morphologique.

Le Pyrosome étant libre, pélagique, est, comme les Thaliés, fort différent du type morphologique des Tuniciers ordinaires. Il doit être décrit à part et non par différence avec celui-ci.

Extérieur et organisation générale. — Le Pyrosome vit toujours en colonies formées par bourgeonnement d'un oozoïte primitif et ces colo-

(1) Il semblerait que ce nom de *Luciæ* dût provenir de la faculté que possède le Pyrosome d'émettre de la lumière. Cependant, Savigny n'en fait pas connaître l'étymologie. Hayek, dans son *Handbuch de Zoologie*, fait venir *Luciæ* de *lucius*, nom latin du Brochet (*Esox lucius*) sans donner l'origine de cette dérivation.

nies ont une forme constante et régulière. Cette forme est celle d'un tube à paroi épaisse, fermé à une extrémité, ouvert à l'autre (**39**, *fig. 1*). Ce tube n'est pas tout à fait cylindrique; il va en s'évasant vers l'extrémité ouverte mais si lentement que son diamètre est presque uniforme. Il mesure généralement 1 à 2 décimètres de long sur 2 ou 3 centimètres de large, mais peut atteindre et dépasser 1 mètre de long avec une largeur proportionnée (¹). L'extrémité fermée est arrondie; celle qui est ouverte est au contraire taillée à pic, et ses bords amincis et rabattus en dedans forment une sorte de *diaphragme* mobile, assez régulier (*d.*) qui, lorsqu'il est rabattu, rétrécit fortement l'orifice (*o. d.*) sans le fermer tout à fait. Ce tube est formé par une substance tunicale commune, transparente, dans laquelle sont englobés les individus (*ascdzd.*) constituant la colonie, les *ascidiozoïdes* comme on les appelle. Il n'a pas à proprement parler d'existence indépendante, étant formé par les tuniques fusionnées des ascidiozoïdes de la colonie.

Les ascidiozoïdes (**39**, *fig. 2*) sont implantés dans la paroi du tube colonial, radiairement, et leurs deux orifices inspirateur et expirateur, diamétralement opposés, s'ouvrent, le premier à la surface externe, le second (*o. cl.*) sur la paroi interne du tube, qui leur constitue une sorte de cloaque commun. Ils sont serrés les uns contre les autres, séparés par une couche intermédiaire de substance tunicale bien plus mince que leur diamètre. Les cloaques individuels (*cl.*) ne font aucune saillie dans la cavité intérieure du tube qui est parfaitement lisse; les bouches, au contraire, font saillie à la surface, et elles sont surmontées chacune d'un volumineux *appendice buccal* (**39**, *fig. 1*, *app. b.*) formé de substance tunicale, en sorte que la surface extérieure est toute hérissée de saillies spiniformes, mais molles et douces au toucher.

Les ascidiozoïdes sont orientés la face ventrale ou endostylaire vers le sommet fermé du tube colonial (²).

Comme ils sont tous semblables, prenons-en un pour le décrire à part, dans la position morphologique.

Le *corps* a la forme d'un ovoïde tronqué aux deux bouts (**39**, *fig. 4*). Les deux orifices correspondent à ces bouts tronqués et occupent ainsi les deux extrémités de l'axe sagittal rectiligne. Le *siphon buccal* (*b.*) très court et tapissé d'une *tunique réfléchie* se termine à une *couronne tentaculaire* très peu développée, sauf le tentacule ventral (*ttv.*) qui est assez grand. La *cavité pharyngienne* est très grande, occupant les deux tiers de la hauteur du corps. Mais sa portion branchiale (*br.*), c'est-à-dire celle qui est percée de trémas, est moins étendue, ce qui tient à ce que, par une disposition tout à fait spéciale au Pyrosome, entre la couronne tentaculaire et la gouttière péricoronale (*gt.*) s'étend un vaste espace nu,

---

(¹) Ce n'est pas *P. giganteum*, mais *P. spinosum* qui atteint ces tailles énormes. Par contre, certaines espèces paraissent ne pas dépasser quelques centimètres.

(²) *P. elegans* ferait, paraît-il, exception et aurait une orientation inverse.

où ne s'avancent ni l'endostyle ni les trémas branchiaux. Au-dessous de ce *vestibule branchial*, vient la branchie proprement dite avec l'*endostyle* (esty.) en avant et une *crête dorsale à languettes* en arrière (*lngtt.*). A l'extrémité inférieure, le *siphon cloacal*, très court aussi, autant dire réduit à son orifice, conduit dans une *cavité cloacale* (*cl.*) beaucoup moins profonde que la cavité pharyngienne et n'occupant guère que 1/5 au plus de la hauteur du corps. Mais du cloaque partent, sur les côtés, deux *cavités péribranchiales* (**39**, *fig. 3*, cv. *lt.*) qui remontent entre le sac branchial et le corps jusqu'un peu au-dessous de la *gouttière péricoronale* et par conséquent, bien plus haut que la région percée de trémas, bien plus haut, par conséquent, qu'il n'est besoin pour le service de la respiration. Ces deux cavités ne se réunissent qu'au cloaque, étant séparées l'une de l'autre par les cloisons branchio-pariétales ventrale et dorsale comme à l'ordinaire, et même plus que d'ordinaire, la cloison dorsale se trouvant occuper, par suite de la situation inférieure du cloaque, toute la hauteur de la branchie. La lame formant séparation entre la voûte du cloaque et le fond de la branchie est très épaisse, les deux feuillets branchial et cloacal qui la constituent étant séparés par un espace assez élevé, dépendant de la cavité du corps, où se logent les viscères, accumulés là en une sorte de *nucleus*. Ces viscères sont le *tube digestif* (**39**, *fig*, *4*, est.), le *cœur* et les *organes génitaux* (ov. et tes.). Le reste de la cavité du *schizocœle* est réduit à l'étroit espace qui sépare le feuillet externe de la membrane péribranchiale de la paroi épidermique contiguë à la tunique commune.

Structure. — Ces indications sommaires donnent une idée générale de l'être qui nous permet maintenant d'aborder les détails de sa structure.

Paroi du corps. — La paroi du corps comprend la portion non délimitée de tunique commune qui dépend de l'individu considéré et l'épiderme sous-jacent. Il n'y a pas de derme proprement dit, mais seulement quelques cellules mésenchymateuses dont certaines sont étendues en trabécules d'un point à un autre.

La *tunique* est molle et transparente; elle renferme comme d'ordinaire des cellules émigrées du mésoderme et dont les plus récentes ressemblent tout à fait aux éléments mésenchymateux restés dans le corps, tandis que les autres deviennent étoilées ou vacuolaires. Mais un certain nombre subissent une évolution spéciale et que nous n'avons pas encore rencontrée chez les Tuniciers précédemment étudiés. Elles se transforment en fuseaux allongés ou même en fibrilles de nature nullement nerveuse ou musculaire comme on l'avait cru, mais plutôt conjonctive et élastique. Elles constituent des sortes de faisceaux élastiques et de tendons rudimentaires, disposés, les premiers vaguement en cercle dans le diaphragme, concentriquement à l'orifice, les seconds (**39**, *fig. 4*, tr.) entre les ascidiozoïdes, allant de chacun à tous les voisins d'une manière que nous préciserons bientôt.

A la tunique appartiennent les *appendices buccaux* (app. b.) formés

exclusivement de substance tunicale. Ils sont très grands, souvent presque aussi longs que le corps, souples, effilés et aplatis d'avant en arrière en forme de lanière, excavés à la base en une sorte de gouttière conduisant à la bouche (*b.*) située juste à leur pied et ventralement par rapport à eux.

L'*épiderme* est formé d'une simple couche de cellules plates. Nous avons vu qu'il n'y a pas de *derme* proprement dit, mais seulement quelques éléments mésenchymateux parmi lesquels sont des cellules pigmentaires éparses dans la région viscérale du corps et très variables suivant les espèces.

Musculature. — La musculature consiste essentiellement en muscles circulaires. Il y a d'abord deux puissants sphincters pour les orifices buccal et cloacal (*sph. b.* et *sph. cl.*). Ils sont situés l'un et l'autre au bord même de l'orifice; celui de la bouche est donc contenu dans l'étroit espace qui surmonte les tentacules. Il est entouré de quelques minimes fibres radiaires se portant surtout du côté ventral. Dans les parois du vestibule pharyngien, se trouvent deux ou trois petits muscles circulaires très faibles formés de quelques fibrilles seulement. Enfin, dans l'épaisseur des parois cloacales se trouve non un muscle circulaire, mais deux faisceaux arciformes latéraux disposés comme les restes d'un anneau circulaire dont on aurait largement excisé les parties médianes dorsale et ventrale (**39**, *fig. 3* et *4*, *mcl. cl.*). Ces faisceaux se terminent au contact de l'épiderme, épaissi en ces points. Du point où ils se terminent, mais en dehors de l'épiderme, dans la tunique, partent en divergeant des faisceaux (*tr.*) de ces cellules fusiformes émigrées du mésenchyme dans la tunique, que nous avons décrit en parlant de la tunique. Ces faisceaux se portent du renflement épidermique, auquel aboutit sur l'autre face une des extrémités d'un des muscles arciformes du cloaque, au renflement épidermique similaire des ascidiozoïdes voisins. Il n'y a pas soudure, mais simple adhérence de contact entre ces faisceaux de fibres-cellules ou les muscles d'une part et l'épiderme d'autre part. Mais cette adhérence suffit pour que les muscles en se contractant entraînent dans une certaine mesure ces faisceaux de fibres tunicales qui leur servent ainsi de tendons rudimentaires.

Appendices tunicaux. — Dans la région du cloaque, un peu au-dessus des muscles arciformes, naît, à la face dorsale, une paire de longs prolongements de la paroi du corps qui se portent vers le diaphragme du tube colonial et s'y terminent en doigt de gant sans se ramifier. Ces prolongements sont constitués par l'épiderme doublé d'une couche musculaire formant un étui complet et contiennent une cavité axiale qui est un prolongement de celle du corps. Le sang y pénètre donc jusqu'au bout. Ces prolongements sont très évidents sur les individus voisins de l'orifice du tube colonial et on les retrouve sur un grand nombre d'individus dans cette région (200 peut-être dans une colonie adulte). Mais sur ceux qui sont trop éloignés du diaphragme colonial, ils n'existent pas. Disons dès maintenant que l'accroissement de la colonie se fait par addi-

tion de nouveaux individus tous porteurs des prolongements en question, à l'extrémité ouverte, et que les anciens, ainsi refoulés de plus en plus loin du cloaque, allongent leurs prolongements tunicaux au maximum, mais finissent par lâcher prise au diaphragme et rétracter ces prolongements qui peu à peu s'atrophient et disparaissent.

Cavité péribranchiale. — Il n'y a guère à ajouter à la description générale que nous en avons donnée que quelques détails histologiques, pour indiquer que les deux feuillets, *somatique* ou *externe* et *branchial* ou *interne* sont formés d'une simple couche de cellules aplaties non ciliées. Disons cependant que la branchie est rattachée à la paroi voisine par quelques *trabécules pariéto-branchiaux*, mais qui sont de simples tractus pleins ne contenant pas comme d'ordinaire de sinus sanguins.

Pharynx et branchie. — Le *siphon buccal* (**39**, *fig.* 3 et 4, *b.*) tapissé de tunique réfléchie est très court; large et lisse quand il est distendu, il est froncé à l'état de contraction. Les *tentacules* sont au nombre d'une dizaine et fort irréguliers de taille, de forme et de nombre. Ils sont creux et formés par une simple saillie de l'épiderme contenant un diverticule de la cavité générale; mais, sauf le ventral qui est grand et bien dessiné, ils sont réduits à de simples papilles. La tunique réfléchie s'arrête à leur base.

Le *vestibule pharyngien* (*ph.*) est vaste, tronc-conique, tapissé d'un épithélium plat, non cilié. A sa base, du côté dorsal, s'ouvre l'organe vibratile.

La *branchie* (*br.*) est formée d'une quarantaine de longues fentes transversales interrompues sur les lignes médianes ventrale et dorsale et recoupées en trémas par une trentaine (10 à 16 de chaque côté) de sinus longitudinaux. Il résulte des dimensions générales de la branchie, plus développée en largeur qu'en hauteur, et de la supériorité de nombre des sinus transversaux, par rapport aux longitudinaux, que les trémas, contrairement à l'ordinaire, sont allongés dans le sens transversal. Les sinus transversaux sont relativement larges, peu saillants et, comme d'ordinaire, situés en dehors des longitudinaux qui sont au contraire très saillants, étant contenus chacun dans un repli longitudinal proéminent dans la cavité branchiale. Toute la branchie est revêtue d'un épithélium plat; mais sur la face ventrale des replis longitudinaux sont des bouquets de cils portés par des cellules plus élevées, et le bord libre de ces replis est aussi cilié. Les trémas sont, comme d'ordinaire, bordés de hautes cellules à cils très développés.

L'*endostyle* (**39**, *fig.* 4, *esty.*) a la structure ordinaire et, comme d'ordinaire aussi, a ses bords prolongés en une mince lamelle ciliée.

Le *cercle péricoronal* (*gt.*) ne forme pas une gouttière, mais une simple côte saillante, ciliée, en continuité en avant avec les lamelles marginales de l'endostyle; il commence très bas, au ras de la branchie, laissant au-dessus de lui le grand espace nu (*ph.*) que nous avons appelé *vestibule pharyngien*.

La *gouttière ventrale* ne forme pas non plus une gouttière et est constituée, comme les arcs ciliés, par une simple côte d'épithélium épaissi, cilié, en continuité en haut avec les lamelles marginales de l'endostyle; en bas elle arrive à l'orifice œsophagien.

La crête dorsale est à languettes (*lngtt.*). Ces *languettes dorsales* sont, au nombre d'une dizaine et, par une exception unique, sans aucune relation avec les sinus transversaux; elles sont incurvées vers le bas et leur épithélium, plat sur le reste de leur surface, est cilié sur leurs bords latéraux et à leur sommet. Elles contiennent un diverticule de la cavité générale. A la partie supérieure de la branchie, sous les arcs pharyngiens, sont quelques languettes et trémas plus petits, comme si c'était à ce niveau que se fît l'accroissement de la branchie en hauteur.

Tube digestif. — Il se compose d'un œsophage, d'un estomac, d'un intestin et de la glande pylorique.

L'*œsophage* commence au point le plus déclive du plancher de la cavité branchiale. Ce plancher, tapissé d'un épithélium plat non cilié, est en grande partie occupé par l'orifice œsophagien, large, infundibuliforme, cilié, situé du côté dorsal. De là, l'œsophage porte en bas, débouche dans l'extrémité dorsale d'un vaste *estomac* (*est.*) placé horizontalement, qui émet par son extrémité pylorique, dirigée en avant, un *intestin* qui se remonte, se recourbe en arrière, puis en bas, va passer à gauche de l'estomac et enfin descend verticalement vers le cloaque où s'ouvre l'*anus*.

L'œsophage et l'intestin sont tapissés d'un épithélium cilié; l'estomac a un revêtement de cellules glandulaires. Au pylore, il reçoit par un seul canal, situé un peu à gauche, la *glande pylorique* dont les ramifications, un peu renflées aux culs-de-sac terminaux, se répandent sur l'intestin. Cette glande est tapissée d'un épithélium plat non cilié.

Cœur. — Le cœur est situé un peu obliquement sous le fond de la cavité branchiale, un peu en arrière et au-dessous de la terminaison de l'endostyle. Il est formé, comme d'ordinaire, d'un sac péricardique avec un feuillet invaginé garni de fibrilles musculaires transversales, mais ici l'invagination n'est pas complète, et c'est le fond du sac branchial qui achève de la fermer ne laissant libres que les orifices terminaux du cœur qui s'ouvrent librement dans la cavité générale sans émettre aucun vaisseau.

Cavité générale. Appareil circulatoire. — La cavité générale se compose de trois parties bien distinctes bien que communiquant entre elles. La première est celle qui contient les viscères situés entre le plancher branchial et le plafond cloacal, la seconde est située entre l'épiderme et la cavité péribranchiale, la troisième dans l'épaisseur de la paroi branchiale.

La première est relativement libre et le sang y circule librement entre les viscères. La seconde est fort étroite et ne prend quelque largeur que dans les points où elle forme des canaux sanguins. Ces canaux sont

ceux qui existent partout, le *ventral sous-endostylaire*, le *dorsal*, celui-ci beaucoup plus long que d'ordinaire en raison de la situation inférieure du cloaque, et le *péripharyngien*. Ces canaux sont sans parois propres et communiquent partout avec les interstices voisins. La troisième est réduite aux *sinus transversaux* et *longitudinaux* dont la disposition se comprend suffisamment d'après ce que nous en avons dit en décrivant la branchie. Le cours du sang est celui que nous avons décrit pour le type général. Le sang est incolore, peu chargé de globules.

Système nerveux. — Le ganglion (*ggl. n.*) est à sa place habituelle, à la face dorsale, au-dessus des arcs péripharyngiens. Il émet des nerfs en haut, sur les côtés et en bas. L'existence d'un *cordon viscéral* n'est pas très certaine. En tout cas s'il existe, il se diviserait très vite en deux cordons descendant, l'un à côté de l'autre, le long du bord dorsal de la branchie. Toujours est-il qu'il y a là deux filaments qui ont l'aspect de nerfs, mais se fusionnent au point où ils se jettent dans le ganglion en une masse épaisse de même structure que le ganglion lui-même.

Organes des sens. — Ils se réduisent à deux, l'organe vibratile (*vb.*), si toutefois c'est bien un organe sensitif, et l'œil.

L'*œil* (*y.*) est situé à la face ventrale du cerveau. Il a la forme d'un anneau incomplet ouvert en haut. Cet anneau est formé d'une couche superficielle pigmentaire et d'une couche profonde rétinienne de structure à peu près semblable à celle des parties similaires chez la Salpe solitaire.

L'*organe vibratile* est appliqué contre la face ventrale du cerveau. Il est étroit, à peine dilaté à l'embouchure, cilié dans sa portion terminale. Il croise l'anneau optique.

Organes excréteurs. — La *glande prénervienne* (*gl.*) est petite, sphérique, appendue à la partie moyenne du canal vibratile et située tout entière en avant de lui. La petite cavité centrale est en communication avec celle de ce tube.

On considère comme *organes hémopoiétiques* deux tractus cellulaires placés côte à côte dans le sinus dorsal et formés de cellules semblables aux globules du sang, mais arrondies, et en voie de multiplication active. On suppose qu'elles se détachent pour devenir des globules du sang (¹).

Dans le sinus péripharyngien se trouve, de chaque côté, un volumineux organe glandulaire qui est l'*organe de la phosphorescence* (**39**, *fig*. 2, 3 et 4, *l.*). Il est formé d'une accumulation d'un nombre variable (20 à plusieurs centaines) de cellules qui ressemblent aussi pour la forme et la taille à des globules sanguins, mais dont le cytoplasma forme un réticulum dont les mailles sont occupées par des

---

(¹) Ces organes avaient été considérés comme des oviductes par Savigny, comme des globules du sang arrêtés dans leur cours par Huxley. Keferstein et Ehlers le considéraient comme un organe embryonnaire indéterminé. Joliet le nommait la *glande dorsale*.

globules d'une substance graisseuse qui est l'agent de la phosphorescence dont sont doués ces animaux. Ces cellules sont ainsi directement plongées dans le courant sanguin [1].

Organes génitaux. — Comme toutes les Ascidies, l'animal est hermaphrodite. Les organes génitaux sont composés d'un ovaire et d'un testicule uniques, situés dans la masse viscérale, en avant de l'estomac, au-dessous du cœur.

L'*ovaire* (**39**, *fig. 4*, **ov.**) est formé d'un seul gros œuf, entouré d'un *follicule*, le tout contenu dans un *sac ovarique* épithélial dilaté au fond en un *réceptacle séminal*. Ce sac s'ouvre par un col allongé dans le cloaque, en avant de l'anus. Mais cette ouverture ne persiste que le temps nécessaire pour l'arrivée des spermatozoïdes étrangers ; elle se ferme ensuite comme chez les Salpes et l'œuf se développe dans la cavité générale.

Le *testicule* (**tst.**) situé à côté de l'ovaire, mais se développant seulement après lui, est formé aussi d'un sac membraneux contenant les cellules germinales ; mais ce sac est lobé et ses digitations dirigées en arrière, tandis que le canal excréteur part de la partie antérieure. Ce canal s'ouvre aussi dans le cloaque à sa partie antérieure, mais il est permanent.

Stolon. — Il ne reste pour terminer cette description anatomique qu'à parler du *stolon* (**stl.**) qui, semblable à celui du Doliolum, forme à la face ventrale, en avant du cœur, une petite *protubérance ectodermique* digitiforme qui s'avance dans la tunique. Le stolon contient, dans un diverticule de la cavité générale, un *prolongement endodermique* en cœcum provenant du sac pharyngien un peu au-dessous de l'endostyle. Il contient en outre un *cordon génital* provenant du rudiment génital embryonnaire dont se sont développés les organes génitaux actuels du parent. Ce rudiment est situé au-dessous du tube endodermique. Il y aurait aussi, paraît-il, un *prolongement péricardique*, mais sans utilité, car il disparaîtrait de bonne heure sans avoir rien produit.

Physiologie.

Locomotion. — Le tube colonial flotte au gré des vagues, disposé horizontalement, et se déplace, l'extrémité fermée en avant, avec de petites contractions longitudinales, mais beaucoup moins vivement que les Salpes. Plusieurs causes ont été invoquées pour expliquer ces mouvements. Le courant d'eau déterminé par les cils branchiaux qui entre par toutes les bouches et sort par l'orifice du tube colonial doit y contribuer dans une faible mesure, mais c'est une force bien faible, et les contractions longitudinales dont nous avons parlé montrent qu'elle n'est pas seule à produire le mouvement. On a invoqué aussi des contractions brusques des cloaques des ascidiozoïdes qui, les bouches étant fermées,

---

[1] Ils avaient été considérés par Savigny comme des ovaires, par Huxley comme des reins ; Joliet les nommait « glandes latérales », c'est Panceri qui a déterminé leur fonction.

PYROSOMIDÆ

(TYPE MORPHOLOGIQUE)

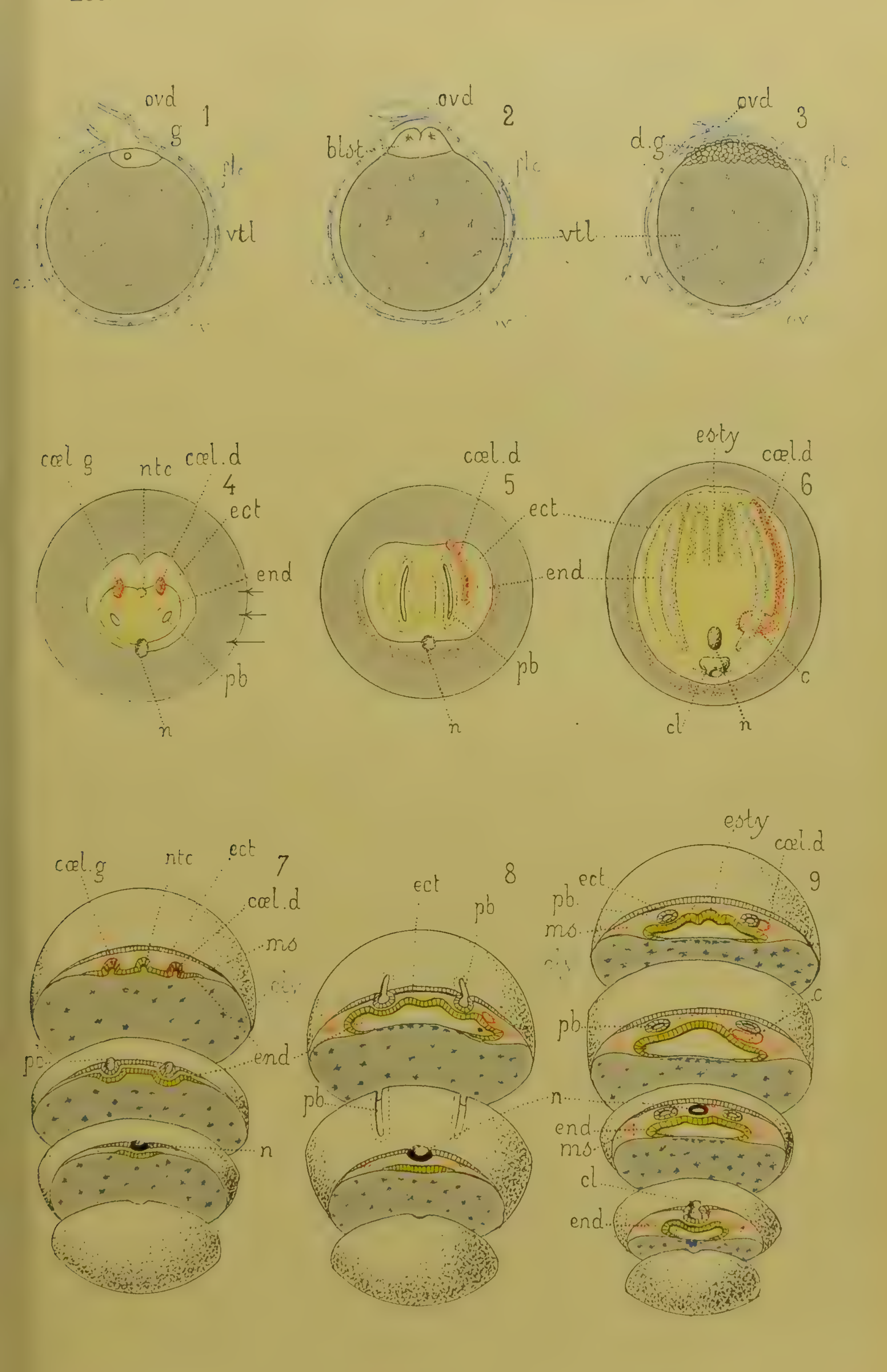
(*Suite*).

Développement.

Formation de l'oozoïte (cyathozoïde).

blst., blastomères ;
c., vésicule cardio-péricardique ;
cl., cloaque ;
cly., calymnocytes ;
cœl. d., cavité primitive du cœlome du côté droit ;
cœl. g., cavité du cœlome du côté gauche ;
c. v., cellules vitellines ;
d. g., disque germinatif ;
ect., ectoderme ;
end., endoderme ;
esty., endostyle ;
flc., cellules folliculaires ;
g., protoplasma de l'œuf entourant le noyau ;
ms., mésoderme ;
n., ganglion nerveux ;
ntc., corde dorsale ;
ov., paroi du sac ovarique ;
ovd., oviducte portant à sa base une dilatation qui sert de réservoir spermatique ;
pb., tubes péribranchiaux ;
sp., réservoir spermatique ;
vtl., vitellus nutritif.

Fig. 1. Œuf contenu dans son sac ovarique (d'ap. Kovalevsky).
Fig. 2. Commencement de la segmentation de l'œuf et de la disparition de l'oviducte (im. Kovalevsky).
Fig. 3. Extension du disque germinatif (im. Salensky).
Fig. 4 à *6.* Trois stades successifs du développement du disque germinatif vus de face.
Fig. 4. L'ectoderme recouvre et déborde l'endoderme. Les invaginations péribranchiales et nerveuse se forment au dépend de l'ectoderme et celles du cœlome et de la corde dorsale au dépend de l'endoderme (im. Kovalevsky).
Fig. 5. Le cœlome gauche disparaît et les invaginations péribranchiales s'allongent ainsi que celle du cœlome droit (im. Kovalevsky).
Fig. 6. Le cœlome droit se renfle pour former le cardio-péricarde, et l'endostyle se forme ainsi que l'invagination cloacale (im. Kovalevsky).
Fig. 7. Même stade que celui de la figure 4, montrant trois sections successives faites au niveau des invaginations (Sch.).
Fig. 8. Même stade que celui de la figure 5, montrant deux sections successives faites au niveau des invaginations. (Sch.).
Fig. 9. Même stade que celui de la figure 6, montrant quatre sections successives passant : la première par l'endostyle, la deuxième par le cardio-péricarde, la troisième par la vésicule nerveuse et la quatrième par l'invagination cloacale (Sch.).


ovd
1
g
vtl
2
blst
3
d.g
cœl g
ntc
cœl.d
4
ect
end
pb
n
5
esty
6
c
cl
7
ms
8
9

expulsent l'eau par le tube colonial et produisent en même temps un raccourcissement de ce tube. Le principal effet doit être attribué aux contractions de ces prolongements musculeux de la paroi du corps que nous avons vus partir de la région cloacale des ascidiozoïdes voisins de l'orifice du tube colonial et se terminer dans le diaphragme. Ces contractions produisent en effet les raccourcissements saccadés qui accompagnent le mouvement de progression et le déterminent en produisant l'expulsion brusque d'une certaine quantité d'eau. Seeliger pense même que ces contractions peuvent communiquer au diaphragme un mouvement de rame, mais ce mouvement n'a pas été observé.

On voit que ce mode de mouvement exige une certaine simultanéité d'action de divers individus. Nous verrons bientôt que la transmission de la phosphorescence indique elle aussi l'existence de relations sensitives entre les ascidiozoïdes. Cela avait conduit à interpréter les faisceaux de fibres cellules de la tunique comme des muscles ou des nerfs coloniaux. Nous avons vu que ces faisceaux sont de simples cordons inertes doués seulement de propriétés mécaniques; mais ils suffisent à expliquer les choses car, lorsqu'un individu se contracte, il actionne ces faisceaux qui impriment une secousse aux individus voisins et détermine une contraction s'étendant ainsi de proche en proche à toute la colonie.

La physiologie spéciale des ascidiozoïdes n'offre rien de particulier à noter en ce qui concerne les fonctions communes à tous les Tuniciers. Tout se passe ici comme dans le type général. Mais nous devons donner quelques indications relativement à la phosphorescence.

Phosphorescence. — Cette propriété est due évidemment à la substance grasse contenue dans les mailles des cellules de la glande phosphorente. La phosphorescence se manifeste en effet sur chaque individu par deux points brillants correspondant exactement à la place de ces glandes. Quand l'animal est au repos, elle n'est pas très vive et se manifeste par une lumière vert jaunâtre. Mais, sous l'influence des excitations, elle devient d'un rouge magnifique, puis verte, puis blanche. Les navigateurs comparent les colonies, lorsque leur phosphorescence est excitée au maximum, à des morceaux de fer chauffés au blanc. Lorsqu'une colonie au repos et non lumineuse est excitée en un point, ce point devient lumineux. Moseley a pu, sur un grand Pyrosome, écrire avec le doigt son nom en lettres de feu. Mais le point touché ne reste pas seul lumineux; la lueur s'étend de proche en proche et souvent la colonie entière s'embrase. Les divers excitants déterminent la phosphorescence et l'eau douce est un des plus actifs. On ignore si l'animal peut devenir lumineux, en quelque sorte, à volonté, en l'absence d'excitations externes.

L'hermaphroditisme est proterogynique, et les adultes se présentent d'ordinaire avec un embryon volumineux et déjà bourgeonnant contenu dans un diverticule de la cavité générale et refoulant la branchie, et un testicule bien développé et en fonction pour féconder les œufs d'individus plus jeunes.

Le mode de répartition des jeunes et des adultes dans la colonie, la formation et l'accroissement de la colonie ne pourront être décrits qu'avec le bourgeonnement, qui lui-même ne pourra être utilement expliqué qu'après l'étude du développement embryonnaire.

Développement.

Formation de l'oozoïte (cyathozoïde).

Le premier rudiment des organes génitaux est représenté chez l'animal en voie de développement par un amas de cellules germinales situé à la place où seront plus tard ces organes. Dans ce rudiment, une cellule grossit de bonne heure et se développe en un gros *œuf;* les cellules sœurs voisines se disposent autour de lui en un *follicule épithélial* (**40**, *fig. 1*, *flc.*) et d'autres cellules du même amas, mais plus extérieures, forment un *sac ovarique*, tandis que le reste des éléments germinaux se sépare pour former le testicule. Le sac ovigère s'allonge à un bout en un oviducte (*ovd.*) qui va s'ouvrir dans le cloaque, tandis qu'à l'autre extrémité, au-dessous de l'œuf, il se dilate en un *réservoir spermatique* où s'accumulent des spermatozoïdes amenés là non par copulation, mais par leurs propres mouvements, venant du cloaque où ils ont été entraînés par les courants respiratoires. Ces spermatozoïdes proviennent d'individus autres et plus âgés, le testicule de celui qui porte l'œuf étant à ce moment encore très éloigné du moment de sa maturité, en sorte que toute auto-fécondation est impossible. Quand les spermatozoïdes sont arrivés, l'oviducte se ferme (**20**, *fig. 2* et *3*, *ovd.*) et, après la fécondation qui n'a lieu qu'un peu plus tard, l'œuf n'étant pas encore tout à fait mûr à ce moment, le sac ovigère se détruit ([1]) et l'œuf se développe dans la cavité générale où il baigne dans le sang, entouré seulement de son enveloppe folliculaire. Ce développement dans l'organisme maternel qui fournit tous les matériaux de l'accroissement a pour conséquences l'absence de larve, une évolution rapide et la réduction au minimum des organes embryonnaires.

Cet œuf est très riche en vitellus nutritif (**40**, *fig. 2*, *vtl.*) et le protoplasma est accumulé à un pôle où se trouve le noyau (**40**, *fig. 1*, *g.*). La segmentation se limite à ce pôle et y donne naissance à une calotte cellulaire formée de plusieurs assises de blastomères serrés les uns contre les autres (**40**, *fig. 3*, *d. g.*) ([2]).

([1]) Sauf une mince lamelle sans importance, *Deckschicht* de SALENSKY.

([2]) Ici, comme chez les Salpes, mais à un bien moindre degré, des éléments folliculaires, *calymnocystes*, se détachent de l'œuf, se mêlent aux blastomères ou pénètrent dans le vitellus pour former les *cellules vitellines*. Ces dernières prennent certainement part à la formation de la paroi digestive; quant aux calymnocystes mêlés aux blastomères, comme on ne les voit ni dégénérer ni rester distincts de ceux-ci, SALENSKY admet qu'ils prennent part à la formation de l'embryon. Cependant, l'exemple de ce qui se passe chez les Salpes nous empêche d'accepter ces conclusions sans réserves. Il est possible, comme le suggèrent KORSCHELT et

Cette calotte s'agrandit en surface, mais elle ne recouvre encore qu'une faible partie de la sphère vitelline et son bord libre représente un vaste blastopore ou encore un large ombilic ventral. Les cellules qui la forment se séparent en trois couches, une superficielle, à une seule assise, l'ectoderme, une profonde, à une seule assise aussi, l'endoderme, et une moyenne, le mésoderme, à plusieurs assises, plus épaisse au bord postérieur qu'en avant.

Examinons les modifications qui vont se produire dans le blastoderme ainsi constitué, d'abord dans son épaisseur puis à sa surface. — Dans la profondeur, l'endoderme forme trois refoulements longitudinaux parallèles, un médian (**40**, *fig.* 7, *ntc.*) et deux latéraux et symétriques (*cœl. d.* et *cœl. g.*), et tous les trois s'isolent sous la forme de vésicules allongées noyées dans le mésoderme. L'impaire représente une *corde dorsale;* elle se transforme en un bâtonnet plein, mais ses cellules se confondent avec les éléments mésodermiques voisins et elle disparaît sans laisser de traces. Les deux paires représentent la cavité primitive du cœlome. Elles se fusionnent d'abord à leur base et s'allongent vers l'arrière, mais bientôt la gauche disparaît, dispersant ses éléments dans le mésoderme (**40**, *fig.* 8); la droite subit le même sort dans sa portion antérieure, mais son extrémité postérieure persiste sous la forme d'une *vésicule cardio-péricardique* (**40**, *fig.* 6, *c.*) qui formera le *péricarde* et le *cœur* par le procédé habituel. Puis l'endoderme se soulève, se sépare du vitellus, déterminant sous lui une *cavité digestive*, et se repliant par ses bords (**40**, *fig.* 8 et 9, *end.*), il s'avance peu à peu à la surface du vitellus pour former le plancher de cette cavité dont sa lame primitive formait le plafond. Une partie des *cellules vitellines* (Voir note 2 de la page précédente) répandues dans le vitellus pour le digérer servent à constituer la partie médiane de ce plancher, en sorte qu'il en résulte finalement un sac digestif entièrement clos, extérieur au vitellus.

A la surface externe, l'ectoderme forme d'abord, au bord postérieur du blastoderme, un épaississement qui s'invagine et isole sous sa surface une *vésicule* nerveuse (**40**, *fig.* 4 et 7, *n.*). Cette vésicule se met en communication avec le sac endodermique par un pédicule qui s'isole et devient l'*organe vibratile*, tandis que la vésicule elle-même forme le *ganglion nerveux* (**40**, *fig.* 9, *n.*) qui émet une paire de gros *nerfs latéraux*. En avant de celui-ci se forme une paire d'invaginations arrondies (**40**, *fig.* 7, *pb.*) qui, rapidement, s'allongent vers l'avant sous sa surface en deux tubes longitudinaux, parallèles, symétriques, les *tubes péribranchiaux* (**40**, *fig.* 8, *pb.*) qui bientôt s'isolent de la surface et perdent toute communication avec le dehors (**40**, *fig.* 9, *pb.*). Mais, peu après, une nouvelle invagination ectodermique médiane,

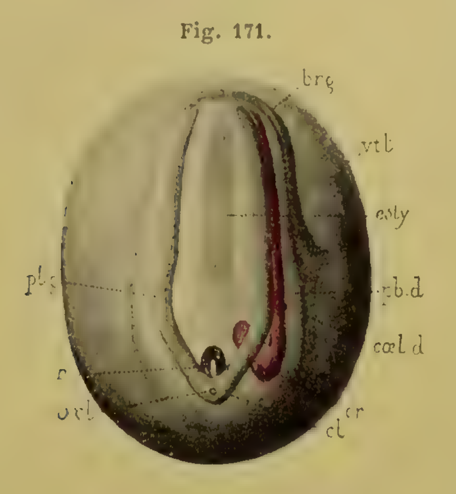
---

Heider, que les éléments mêlés aux blastomères soient résorbés sans qu'on l'ait vu et que les cellules vitellines, qui certainement contribuent à former la paroi endodermique, soient d'origine blastodermique.

située tout au bord postérieur du blastoderme, en arrière de la vésicule nerveuse, le *cloaque* (**40**, *fig. 6* et *9*, *cl.*) vient mettre les tubes péribranchiaux de nouveau en communication avec le dehors. A l'extrémité antérieure du sac ectodermique, du côté opposé au vitellus, se forme un épaississement creux en gouttière où l'on reconnaît aisément un rudiment d'*endostyle* (**40**, *fig. 6* et *9*, *esty.*).

A peine cette organisation, en somme assez normale, s'est-elle établie, qu'au lieu de se poursuivre dans le sens de l'achèvement d'un être à forme de Tunicier, elle se modifie pour faire place à des rapports tout à fait anormaux. Vers le bord antérieur du corps, se forme un gros diverticule ectodermique (**41**, *fig. 1*, *stl. cg.* et fig. 171, *brg.*) dans lequel se prolongent les deux tubes péribranchiaux et le sac endodermique; et l'endostyle (fig. 171, *sty.*), abandonnant le sac vitellin, passe tout entier dans le diverticule endodermique de ce prolongement. Les tubes péribranchiaux (**41**, *fig. 1*, *tb.*, *pbr.*) se séparent du cloaque et se détruisent d'arrière en avant jusqu'à se réduire à deux vésicules entièrement contenues dans le diverticule ventral; et le cloaque se met en rapport avec le sac endodermique qu'il fait communiquer avec le dehors (**41**, *fig. 1* et *2*).

Fig. 171.



Cyathozoïde (Sch.).

brg., ébauche du stolon qui donnera naissance aux ascidiozoïdes; **cl.**, cloaque; **cœl. d.**, vésicule cœlomique droite; **esty.**, endostyle; **n.**, système nerveux; **o. cl.**, orifice du cloaque; **pb. d.**, tube péribranchial droit; **pb. g.**, tube péribranchial gauche; **vtl.**, vitellus nutritif.

Si nous examinons l'embryon à ce moment, nous voyons qu'il est couché par la face ventrale sur un énorme sac vitellin (**41**, *fig. 2*, *el. cy.*) et revêtu d'ectoderme seulement là où il n'est pas en rapport avec ce sac. Il possède un vaste digestif communiquant au dehors par le cloaque, mais dépourvu de bouche, de trémas, d'endostyle, sans cavité péribranchiale autour de lui. Il y a bien un endostyle et une paire de sacs péribranchiaux, mais relégués dans le prolongement ventral. Un ganglion nerveux, un organe vibratile, situés à la base du prolongement ventral et un cœur placé au-dessous du cloaque sont tout ce qui reste en fait de viscère. La cavité du corps, c'est-à-dire l'étroit espace compris entre l'endoderme et l'ectoderme, n'est point séparée du vitellus et les cellules errantes peuvent passer par la fente circulaire qui sépare les deux feuillets principaux, du vitellus dans la cavité du corps et réciproquement. Une accumulation remarquable de ces cellules forme un arc de cercle au bord postérieur du disque embryonnaire.

Cette altération du plan de structure du Tunicier dans l'embryon tient à ce que celui-ci n'est pas destiné à se développer et à vivre d'une vie libre en accomplissant les fonctions ordinaires d'un animal. Il doit dès maintenant se multiplier par bourgeonnement, et les bourgeons nés

Pl. 41.

PYROSOMIDÆ

(TYPE MORPHOLOGIQUE)

Développement (*Suite*).

Bourgeonnement des quatre premiers ascidiozoïdes par l'oozoïte (cyathozoïde).

ascdzd., ascidiozoïde;
br., branchie;
cl. coln., cloaque de la nouvelle colonie;
cl. cy., cloaque de l'oozoïte (cyathozoïde):
cytzd., oozoïte ou cyathozoïde;
glt., tube tunical de la nouvelle colonie;
stl. a., stolon des ascidiozoïdes;
stl. cy., stolon de l'oozoïte;
tb., pbr., tube péribranchial.

Fig. 1 à *9*. Stades successifs de la formation des quatre premiers ascidiozoïdes (Sch.).

Fig. 1. Oozoïte (cyathozoïde) vu par la face dorsale, montrant son stolon qui commence à se diviser.

Fig. 2 à *4*. Le stolon s'incurve pour former une ceinture équatoriale autour de l'oozoïte et les segments s'individualisent pour former les quatre premiers ascidiozoïdes de la colonie (Sch.).

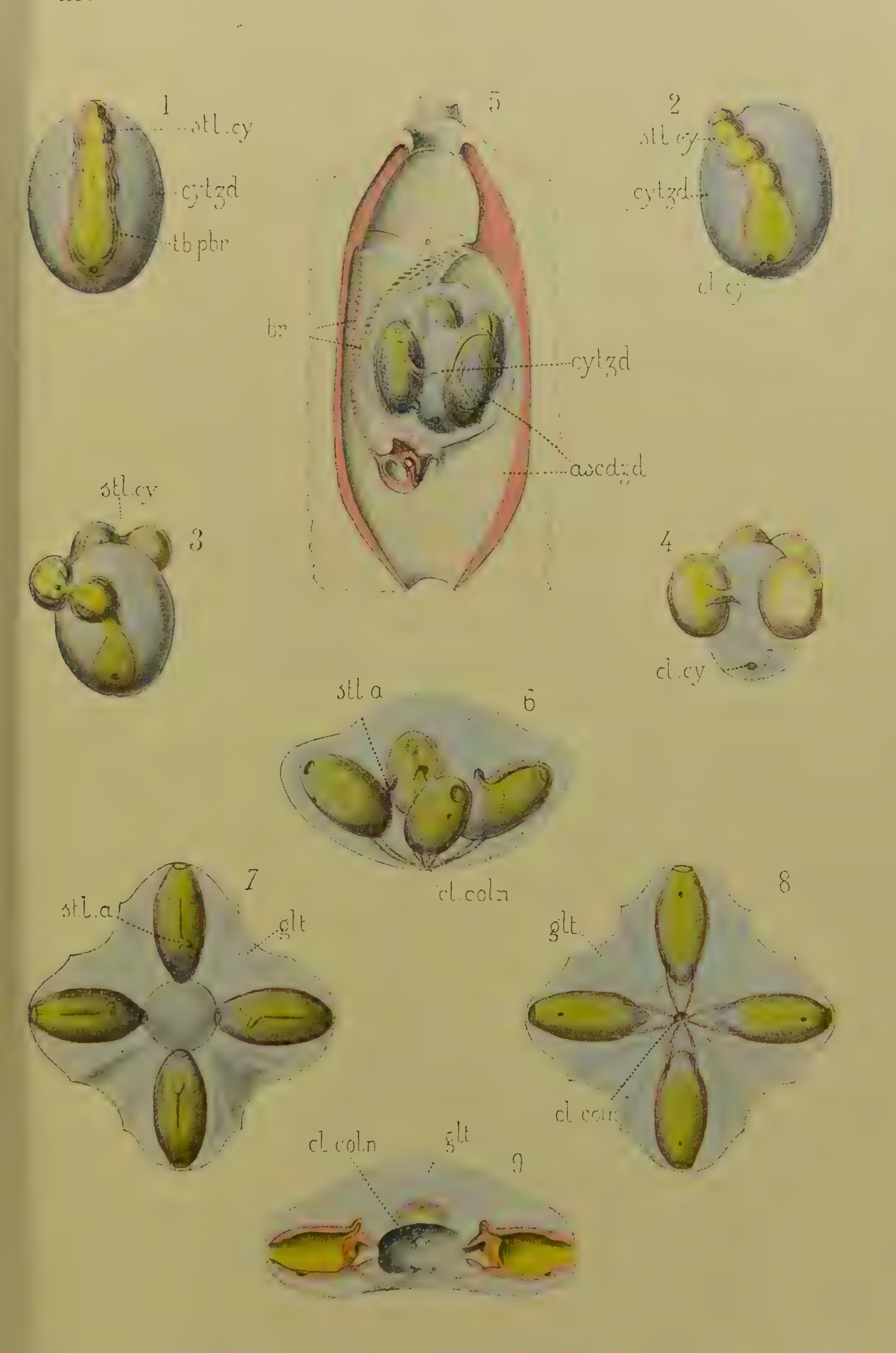
Fig. 5. Ascidiozoïde générateur de l'oozoïte présentant dans sa cavité péribranchiale l'oozoïte entouré des quatre premiers ascidiozoïdes de la nouvelle colonie enveloppés d'une substance tunicale commune (im. Seeliger).

Fig. 6. La nouvelle colonie composée des quatres premiers ascidiozoïdes après la régresssion complète de l'oozoïte. Les ascidiozoïdes commencent à se rabattre individuellement vers le dehors (Sch.).

Fig. 7. La nouvelle colonie vue par son extrémité cœcale.

Fig. 8. La nouvelle colonie vue par son extrémité diaphragmatique (Sch.).

Fig. 9. La nouvelle colonie coupée suivant un plan passant par l'axe de deux ascidiozoïdes opposés (Sch.).


1
stl.cy
cytzd
tb pbr
5
2
stl.cy
cytzd
cl.cy
br
cytzd
ascdzd
stl.cy
3
4
cl.cy
stl.a
6
cl.coln
7
stl.a
glt
8
glt
cl.coln
glt
9

de lui seront les premiers individus ascidiformes de la colonie du Pyrosome. L'organe de ce bourgeonnement est son prolongement ventral qui n'est autre chose qu'un *stolon* (*stl. y.*) dans lequel se réfugient toutes les forces évolutives de l'être, le reste de son corps devant seulement pourvoir aux besoins de l'évolution des premiers bourgeons en leur transmettant les matières nutritives du vitellus. Pour cela, il va peu à peu s'étendre autour du vitellus, l'englober tout à fait, le dissoudre, mais tout aussitôt commencer à se résorber, pour disparaître au moment où ses bourgeons n'auront plus besoin de lui. Ce premier individu bourgeonnant, né de l'œuf et représentant par suite l'*oozoïte*, s'appelle le *cyathozoïde* (Huxley), et les premiers bourgeons nés de lui, toujours au nombre de quatre, sont les premiers *ascidiozoïdes* de la colonie (**41**, *fig. 2*) (¹).

Bourgeonnement.

Formation des blastozoïtes (ascidiozoïdes).

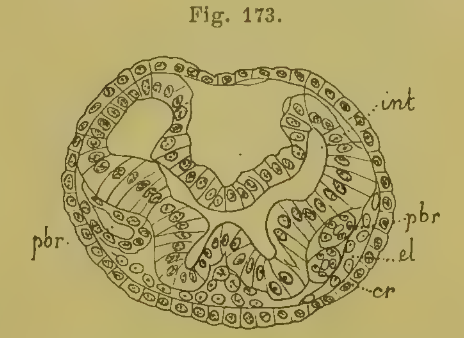
Formation des quatre premiers ascidiozoïdes par le cyathozoïde. — Le stolon est formé, comme nous l'avons vu, d'un cul-de-sac ectodermique contenant, dans un diverticule de la cavité générale, un prolongement endodermique en cœcum (fig. 172 et 173, *int.*), avec un endostyle à la face tournée vers le dehors et une paire de tubes péribranchiaux (*pbr.*) clos aux deux bouts. Quatre sillons transversaux se produisent et le segmentent en autant de tronçons dont chacun deviendra un bourgeon (**41**, *fig. 1* et **42**, *fig. 1*), le premier sillon séparant le bourgeon basilaire du corps du cyathozoïde. Ces sillons coupent les

Fig. 172.

Pyrosome. Coupe transversale de l'ascidiozozoïde (d'ap. Salensky).

cl., cloaque; **int.**, tube endodermique; **prb.**, tube péribranchial.

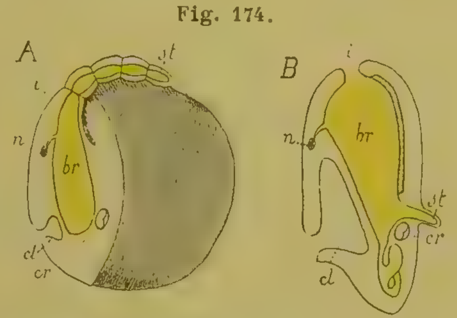
Fig. 173.



Pyrosome. Coupe transversale de l'ascidiozoïde (d'ap. Salensky).

cr., vésicule cardiaque; **el.**, éléoblaste; **int.**, tube endodermique; **pbr.**, tubes péribranchiaux.

Fig. 174.



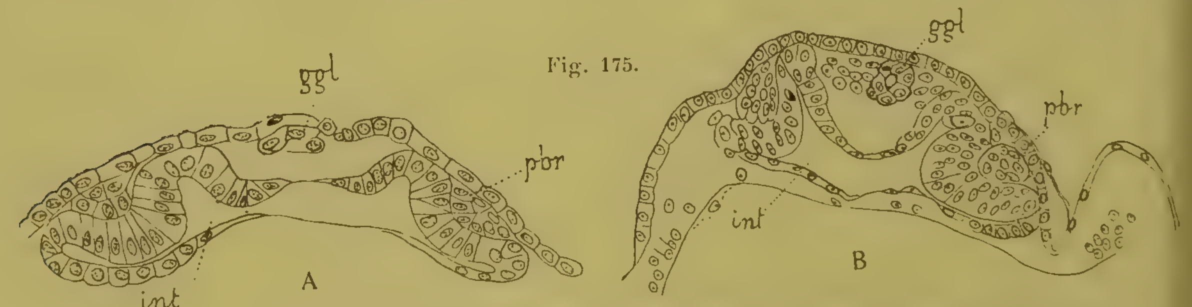
Comparaison entre le cyathozoïde (*A*), et l'ascidiozoïde (*B*) (d'ap. Korschelt et Heider).

br., branchie; **cl.**, cloaque; **cr.**, cœur; **i.**, bouche de l'ascidiozoïde et point correspondant du cyathozoïde; **n.**, ganglion nerveux; **st.**, stolon.

(¹) Malgré son organisation aberrante, le cyathozoïde peut être comparé à un Tunicier normal, en particulier à une Salpe. La figure **174**, empruntée à Korschelt et Heider, montre qu'on peut le considérer comme une Salpe dont la bouche, qui devrait être au point *i*, ne s'est point formée et dont la face ventrale, énormément agrandie, est entièrement occupée par le stolon et par un vaste orifice ombilical.

tubes péribranchiaux (**42**, *fig. 1, pbr.*) en quatre paires de vésicules closes, une pour chaque bourgeon, mais il étrangle seulement le tube endodermique (*end.*), déterminant dans chaque bourgeon un renflement séparé par une partie rétrécie des renflements des individus voisins. Chaque bourgeon garde ainsi un segment d'endostyle qui détermine sa face ventrale. Un espace annulaire laisse communiquer les cavités cœlomiques des bourgeons entre elles et avec celle du cyathozoïde, par où leur arrive le sang chargé des éléments nutritifs provenant de la dissolution progressive du vitellus. Par ce même espace annulaire, pénètrent dans la cavité générale des bourgeons cinq cordons de cellules mésodermiques venant du cyathozoïde, et en particulier de ce groupe qui dessine un arc de cercle sur le vitellus autour du cloaque. Un de ces cordons est impair dorsal, c'est le *cordon génital*, formé pour le moment de cellules germinales toutes pareilles, qui ne se différencieront que plus tard. Les quatre autres (**42**, *fig. 2, ms.*) forment deux paires qui ont une situation latéro-dorsale : l'une d'elles, plus externe, se concentre à l'extrémité distale des bourgeons, où ses cellules subissent la transformation, déjà décrite chez les Salpes, qui fait de leur ensemble un gros *éléoblaste* pair (**42**, *fig. 3, el.* et fig. 173, *el.*), dont l'évolution sera la même que chez les Thaliæ; l'autre, située entre la précédente et l'endoderme, se transforme de chaque côté en un tube qui, plus tard, dans le stolon de l'individu issu du bourgeon, formera le mésoderme de ce stolon; mais en outre, le tube du côté droit se renfle vers son extrémité distale en une vésicule qui formera le cardio-péricarde du bourgeon (**42**, *fig. 3, cr.*).

L'*endostyle* qui, au début, régnait dans toute la longueur du stolon n'occupe plus, dans les quatre bourgeons, que la moitié distale du tube endodermique de chacun d'eux (*esty.*). Entre l'endostyle et l'étranglement qui le sépare du bourgeon précédent, règne un espace nu où apparaissent deux organes, la bouche (*b.*) et le système nerveux (**42**, *fig. 3, n.* et fig. 175, *ggl.*). Celui-ci se forme le premier par une



Pyrosome. A, coupe transversale de l'ascidiozoïde dans la région du système nerveux; *B*, coupe transversale de l'ascidiozoïde (d'ap. Salensky).
ggl., ganglion nerveux; **int.**, tube endodermique; **pbr.**, tube péribranchial.

invagination ectodermique qui bientôt s'isole en une vésicule sous-ectodermique. Celle-ci se met en communication avec le sommet de la vésicule endodermique (fig. 176, *d.*) par un court canal qui représente



PYROSOMIDÆ

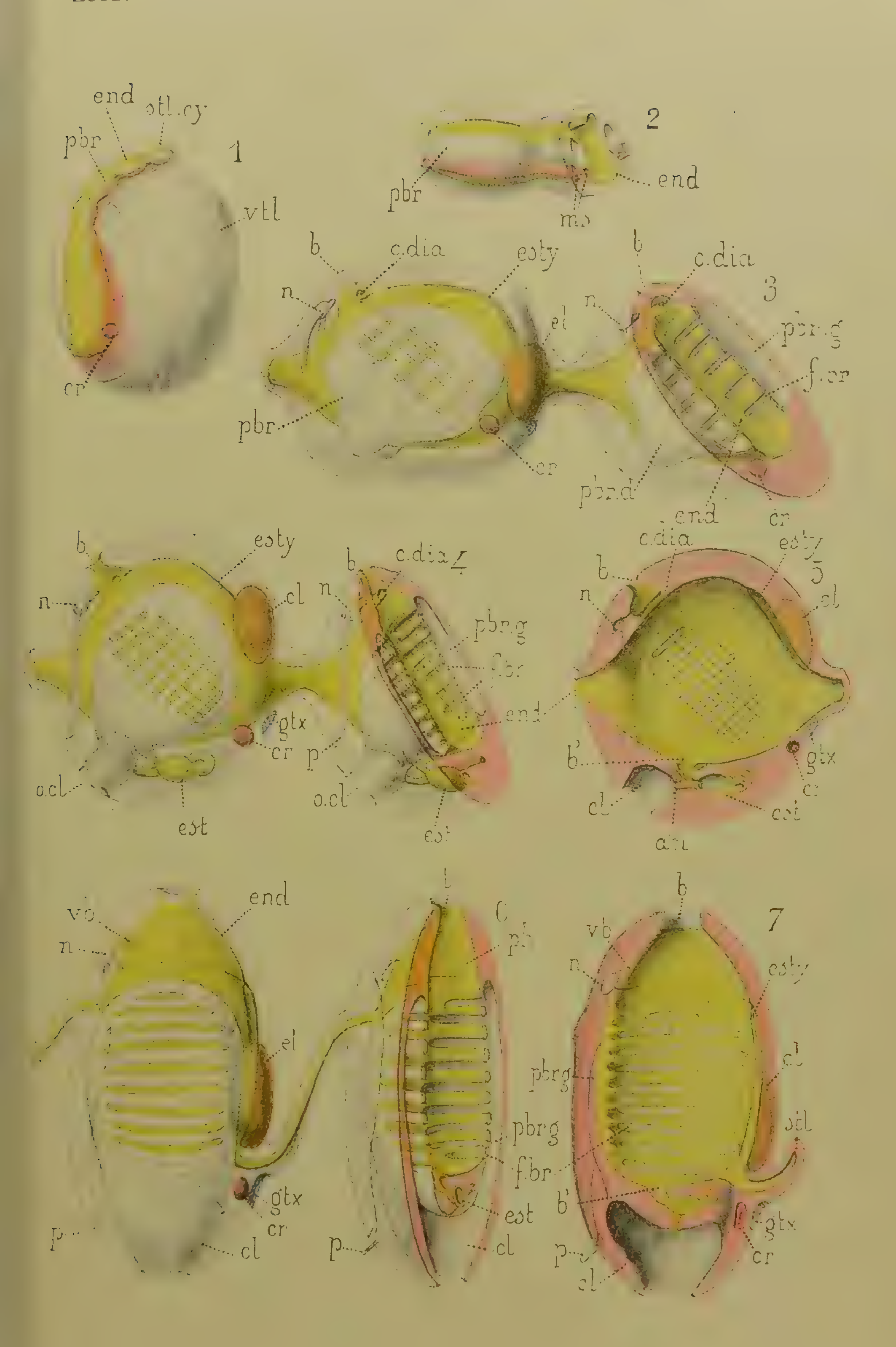
(TYPE MORPHOLOGIQUE)

Développement (*Suite*).

Formation des ascidiozoïdes.

an., anus;
b., bouche;
b'., orifice œsophagien:
c. dia., canal diapharyngien;
cl., cloaque;
cr., cœur;
el., éléoblaste;
end., endoderme;
est., estomac;
esty., endostyle;
f. br., fentes branchiales;
gtx., rudiment génital;
ms., mésoderme;
n., système nerveux;
o. cl., orifice cloacal;
pbr. et *pbr. d.*, sac péribranchial droit;
pbr. g., sac péribranchial gauche;
stl., stolon de l'ascidiozoïde;
stl. cy., stolon de l'oozoïte;
v. b., organe vibratile.

Fig. 1. Oozoïte vu du côté droit et pourvu de son stolon formateur des ascidiozoïdes (Sch).
Fig. 2 à 7. Stades successifs de la formation de l'ascidiozoïde.
Fig. 2. Tronçon du stolon montrant la disposition de ses organes internes (Sch.).
Fig. 3. Formation du système nerveux et du canal diapharyngien et individualisation des cavités péribranchiales, du cœur et de l'éléoblaste (Sch.).
Fig. 4. Formation du cloaque du tube digestif et de la bouche (Sch.).
Fig. 5. Coupe sagittale de l'ascidiozoïde au stade représenté dans la figure 4 (Sch.).
Fig. 6. Les pédoncules réunissant les individus s'étirent et les ascidiozoïdes prennent leur forme définitive (Sch.).
Fig. 7. Coupe sagittale d'un ascidiozoïde après la rupture des pédoncules de réunion (Sch.).


1
end
stl.cy
pbr
vtl
cr
2
pbr
end
b
c.dia
esty
n.
el
pbr
cr
3
pbr.g
f.br
pbr.d
end
cr
b
esty
4
c.dia
cl
n.
pbrg
f.br
end
gtx
cr
p
o.cl
est
5
c.dia
esty
cl
b'
gtx
an
6
vb
end
el
gtx
cr
cl
p
est
fbr
pbrg
7
vb
esty
cl
stl
pbrg
b'
gtx
cr

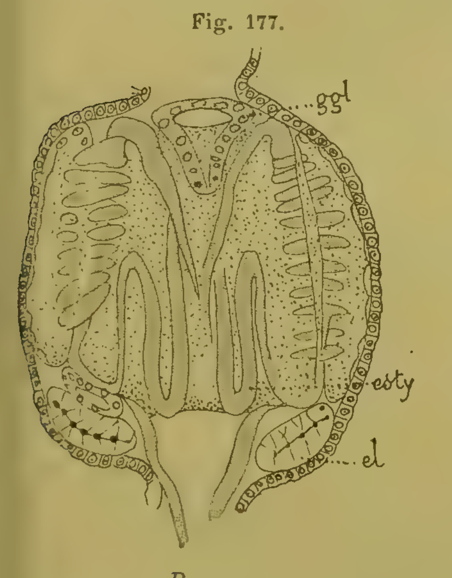
un organe vibratile primitif (**42**, *fig.* 4), mais qui bientôt se comble et se détruit, l'*organe vibratile* définitif se formant un peu plus tard par un refoulement endodermique. La vésicule elle-même donne naissance, par sa face profonde, à la *glande prénervienne*, par sa face superficielle au *ganglion nerveux*. La *bouche* se forme par une invagination ectodermique entre le ganglion et le sommet de l'endostyle ([1]).

Fig. 176.

Pyrosome.
Coupe transversale dans la région du système nerveux de l'ascidiozoïde (d'ap. Salensky).
c. dia., canal diapharyngien; **d.**, diverticule buccal; **ggl.**, ganglion nerveux; **ms.**, cellules mésodermiques.

Des parties latérales du sac endodermique partent des refoulements parallèles, perpendiculaires à l'endostyle, qui se portent à la rencontre des vésicules péribranchiales dans lesquelles ils finissent par s'ouvrir, formant ainsi deux séries de *fentes stigmatiques* transversales (**42**, *fig.* 3, *f. br.* et fig. 177). Ces fentes sont d'abord continues, et c'est plus tard seulement que se formeront, par bourgeonnement de leurs parois, les séparations longitudinales qui les diviseront en *trémas* définitifs. Au point opposé à la bouche, les deux vésicules péribranchiales se rapprochent de l'ectoderme et se fusionnent en une *vésicule cloacale* qui, un peu plus tard, se met en communication avec le dehors par destruction de la paroi intermédiaire (**42**, *fig.* 4, *o. cl.* et *fig.* 5, *cl.*). — La vésicule endodermique primitive n'a formé, comme on voit, que le pharynx. Le *tube digestif* prend naissance par deux diverticules qui poussent au fond du pharynx et se portent vers le bas. Celui de gauche se détache du pharynx pour se mettre en rapport avec le cloaque et former l'intestin; celui de droite forme l'œsophage et l'estomac (*est.*) et se met en communication avec l'intestin.

Fig. 177.



Pyrosome.
Ascidiozoïde (d'ap. Salensky).
el., éléoblaste; **esty.**, endostyle; **ggl.**, ganglion nerveux.

Les *glandes phosphorescentes* et *hématopoiétiques* prennent naissance,

([1]) Au moment où l'invagination buccale se forme, la paroi qui la séparait de la cavité pharyngienne ne se perfore d'abord qu'à droite et à gauche de la ligne médiane. Il reste pendant quelque temps un *canal diapharyngien* (**42**, *fig.* 5, *c. dia.*) qui fait communiquer directement, à travers la bouche, les sinus ventral et dorsal qu'elle sépare. Ce canal, situé dans le plan sagittal, se détruit bientôt, remplacé par le sinus péripharyngien, et ne semble pas avoir une bien grande importance.

chacune à la place qu'elles doivent occuper plus tard, par de petits amas d'éléments mésodermiques qui se groupent en ces points (1). De bonne heure, et avant même que son ectoderme ait achevé d'englober le vitellus, le cyathozoïde commence à se sécréter une tunique dans laquelle émigrent des éléments mésodermiques qui prennent une disposition aréolaire remarquable. La tunique envahit peu à peu le stolon et finit par englober les quatre ascidiozoïdes (**41**, *fig. 5*, *ascdzd.*) qui, ainsi, tiennent leur tunique de leur parent, au lieu de se la former eux-mêmes comme d'ordinaire.

Changements de forme et de position des bourgeons. — Les quatre bourgeons dont nous venons de suivre la formation ont maintenant les caractères de petits Tuniciers, mais ils n'ont point la forme de Pyrosomes, et leur disposition n'est pas du tout celle qu'ils doivent avoir. Les changements de forme et de position qui les amènent à leur état définitif s'accomplissent progressivement en même temps que leur évolution structurale. Nous l'avons négligée à dessein pour ne pas obscurcir la description ; il faut l'expliquer maintenant.

Le stolon, au début, est allongé suivant l'axe du cyathozoïde (**41**, *fig. 1*). Mais à mesure qu'il grandit et que ses bourgeons se développent, il se détourne vers la droite de manière à s'enrouler en ceinture autour du corps de celui-ci (**41**, *fig. 2*, *3* et *4*). D'autre part, l'axe bucco-cloacal des bourgeons, qui est en somme leur axe morphologique, est d'abord court et perpendiculaire à celui du stolon. Mais il s'allonge beaucoup plus que les autres axes et finit par devenir le plus long. Par le fait de cet allongement, l'endostyle, qui était horizontal et parallèle à l'axe du stolon, devient peu à peu vertical et perpendiculaire à cet axe, et les fentes stigmatiques qui étaient verticales deviennent horizontales comme chez le Pyrosome adulte (**42**, *fig. 6*). Enfin, les quatre bourgeons qui étaient sur le prolongement l'un de l'autre et ne pouvaient modifier leurs situations relatives tant qu'ils étaient reliés par de courts étranglements, deviennent relativement libres par suite de l'allongement des étranglements de séparation en cordons connectifs longs et souples. Ils usent de cette liberté pour se placer non plus à la file, mais parallèlement entre eux et au cyathozoïde (**41**, *fig. 5* et **42**, *fig. 6*). Ils forment ainsi autour du cyathozoïde un cercle, ayant tous leur face dorsale opposée à l'endostyle, tournée vers le corps du cyathozoïde et leur cloaque dirigé vers le cloaque de celui-ci. C'est pendant l'évolution des quatre ascidiozoïdes et lorsque le cyathozoïde, encore volumineux, a englobé tout l'amas vitellin qu'a lieu l'éclosion. La colonie rompt la membrane qui la sépare de la cavité cloacale où elle tombe (**41**, *fig. 5*) et bientôt est évacuée au dehors par l'orifice cloacal. La jeune colonie tombe alors

(1) Ces amas mésodermiques sont décrits comme énigmatiques par les auteurs qui les ont signalés. Il nous semble indubitable, en raison de leur situation, qu'ils représentent les glandes auxquelles nous les avons rapportés.

au fond de l'eau, et c'est seulement lorsqu'elle a commencé à se développer par elle-même, après la disparition du cyathozoïde, qu'elle remonte à la surface.

Le cyathozoïde d'abord beaucoup plus gros que son stolon a diminué de volume au fur et à mesure que ses bourgeons grandissaient. Au moment où nous en sommes arrivé, il est épuisé et réduit à un reste insignifiant. Il se détruit enfin tout à fait, ne laissant même pas à la colonie naissante, comme on l'avait cru, son cloaque pour former l'origine du cloaque commun. Les quatre bourgeons, après sa disparition, se séparent (**41**, *fig. 6*) et se placent radiairement autour du point où était le cyathozoïde, vers lequel leurs axes convergent maintenant (**41**, *fig. 7, 8* et *9*), et aussitôt ils se mettent à bourgeonner. Chacun d'eux est, en effet, dès le moment où il devient libre, pourvu d'un stolon ventral (**42**, *fig. 7, stl. a.*) qui n'est autre chose que le pédicule qui le reliait à l'individu voisin situé distalement par rapport à lui. Ce pédicule se coupe, en effet, au ras de l'individu distal et reste attaché à la face ventrale de l'individu proximal au-dessous de son endostyle [1]. Ce pédicule est déjà pourvu des parties constitutives d'un stolon. Il a une enveloppe ectodermique et renferme, dans un diverticule de la cavité générale : 1° un *diverticule du pharynx;* 2° un *cordon génital* (*gtx.*) provenant du cordon mésodermique dorsal médian que nous avons vu pénétrer du cyathozoïde dans le stolon; 3° une paire de *tubes mésodermiques latéraux* provenant des cordons mésodermiques pairs internes que nous avons vus pénétrer du cyathozoïde dans le stolon, et dont un fragment est resté dans chacun des pédoncules constituant le stolon de la deuxième génération blastogénétique.

Bourgeonnement ultérieur.

Formation de la colonie adulte.

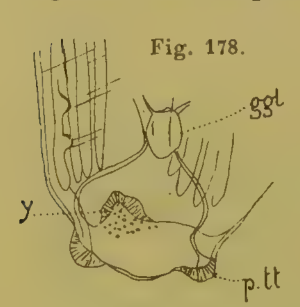
La colonie est, pour le moment, constituée seulement par les quatre premiers ascidiozoïdes nés simultanément du stolon du cyathozoïde, rangés en cercle et disposés radiairement autour de la place occupée par le cyathozoïde disparu (**41**, *fig. 9*). Chacun porte, à la face ventrale tournée du côté où sera plus tard le sommet fermé du tube colonial, un stolon allongé. La colonie gît au fond de l'eau, d'où elle ne remontera à la surface qu'après avoir commencé à s'accroître par bourgeonnement.

Ce bourgeonnement a lieu naturellement par les stolons (**43**, *fig. 1, stl.*) de ces quatre premiers ascidiozoïdes. Ces stolons se segmentent, non plus, comme celui du cyathozoïde, simultanément en quatre tronçons, mais en un nombre indéfini de tronçons se formant successivement

[1] On ne dit pas d'où vient le stolon du quatrième ascidiozoïde de la série. Sans doute il provient de l'extrémité terminale du stolon primitif qui ne s'est pas renflée.

(**43**, *fig. 5*), toujours entre le corps du parent et le dernier segment précédemment formé. Chaque stolon se transforme ainsi en une chaîne d'individus dont le plus distal est le plus âgé (*brg. 1*) et le plus avancé dans son développement et dont le nombre n'est jamais supérieur à cinq, l'individu terminal étant mûr et se détachant au moment où un nouvel étranglement basilaire viendrait former un sixième segment. De plus, les bourgeons, avant d'être mis en liberté, ont d'emblée leur stolon ventral, car leur ventre est dirigé distalement, du côté opposé au corps du parent et, quand le bourgeon distal se détache, le pédicule qui unissait son dos au ventre du bourgeon précédent se coupe au ras de son dos, reste appendu au ventre du précédent et constitue le stolon de celui-ci. L'organogénèse des bourgeons, à partir du moment où les rudiments de leurs organes ont apparu, est la même que celle des quatre premiers ascidiozoïdes; nous n'aurons donc qu'à la rappeler très rapidement. Mais, dans la formation des premiers rudiments, il y aurait des différences capitales, si du moins le résultat des dernières observations (de SEELIGER) est bien définitif. A la vérité on ne peut se défendre de quelque hésitation à les accepter.

D'après SEELIGER, les *tubes mésodermiques latéraux* du stolon disparaîtraient sans former d'organes et, dans le stolon réduit à *l'enveloppe ectodermique*, au *diverticule endodermique* (**43**, *fig. 2*, *stl.*) et au *cordon génital* (*gtx.*), ce serait ce dernier qui donnerait, sauf l'épiderme, tous les organes, même les vésicules péribranchiales et le système nerveux (*n.*). KORSCHELT et HEIDER font remarquer combien il serait plus naturel que la vésicule nerveuse provînt, comme chez les bourgeons du cyathozoïde, d'une invagination ectodermique, et que les vésicules péribranchiales naquissent du diverticule endodermique. Mais la première origine des organes est si peu constante chez les Tuniciers qu'il faut se méfier, ici plus que jamais, de la schématisation aprioristique.



Pyrosome.
Région des papilles (tentacules) d'un ascidiozoïde (d'ap. Salensky).
ggl., ganglion nerveux; **p. tt.** papilles tentaculaires; **y.**, groupe de cellules en forme de lentille.

Toujours est-il que le bourgeon, peu de temps après sa formation, se montre constitué d'une *enveloppe ectodermique* contenant, dans un *diverticule cœlomique* plein de sang : 1° une *vésicule endodermique* (**43**, *fig. 3* et *4*, *stl.*) provenant du fond du pharynx du parent; 2° un *tube nerveux* dorsal (*n.*); 3° une paire de *vésicules péribranchiales* latérales; 4° un *cordon génital* (*gtx.*) ventral; 5° des *éléments mésodermiques* disposés sur les côtés ou errant dans les espaces sanguins. A partir de là, l'organogénèse suit à peu de chose près l'évolution déjà décrite. La vésicule nerveuse bourgeonne le *ganglion* à la face dorsale (**43**, *fig. 5*, *n.*) et se met en communication avec le pharynx par un canal qui devient l'*organe vibratile* (lequel sans doute donne naissance à la *glande prénervienne*). Le ganglion (fig. 178, *ggl.*) émet une paire de *nerfs latéraux*

Pl. 43.

PYROSOMIDÆ

(TYPE MORPHOLOGIQUE)

Développement (*Suite*).

Formation de la colonie adulte.

ascdz., un des quatre premiers individus de la colonie provenant du stolon du cyathozoïde;
br., branchie;
brg 1, *brg* 2, *brg* 3, etc. premier, deuxième, troisième bourgeon du stolon dans leur ordre d'apparition;
cl., cloaque;
cr., cœur;
d., diaphragme du tube colonial;
el., éléoblaste;
esty., endostyle;
f. br., fentes branchiales;
glt., substance tunicale du tube colonial;
gtx., rudiment génital;
i., région où se forme l'invagination de l'ouverture cloacale;
n., système nerveux;
o., point où se forme l'invagination buccale;
ov., ovaire;
stl., stolon;
tst., testicule;

Fig. 1 à *6.* Stades successifs de la formation des blastozoïtes.

Fig. 1. Coupe sagittale d'un des quatre premiers individus de la colonie en place dans le tube colonial (Sch.).

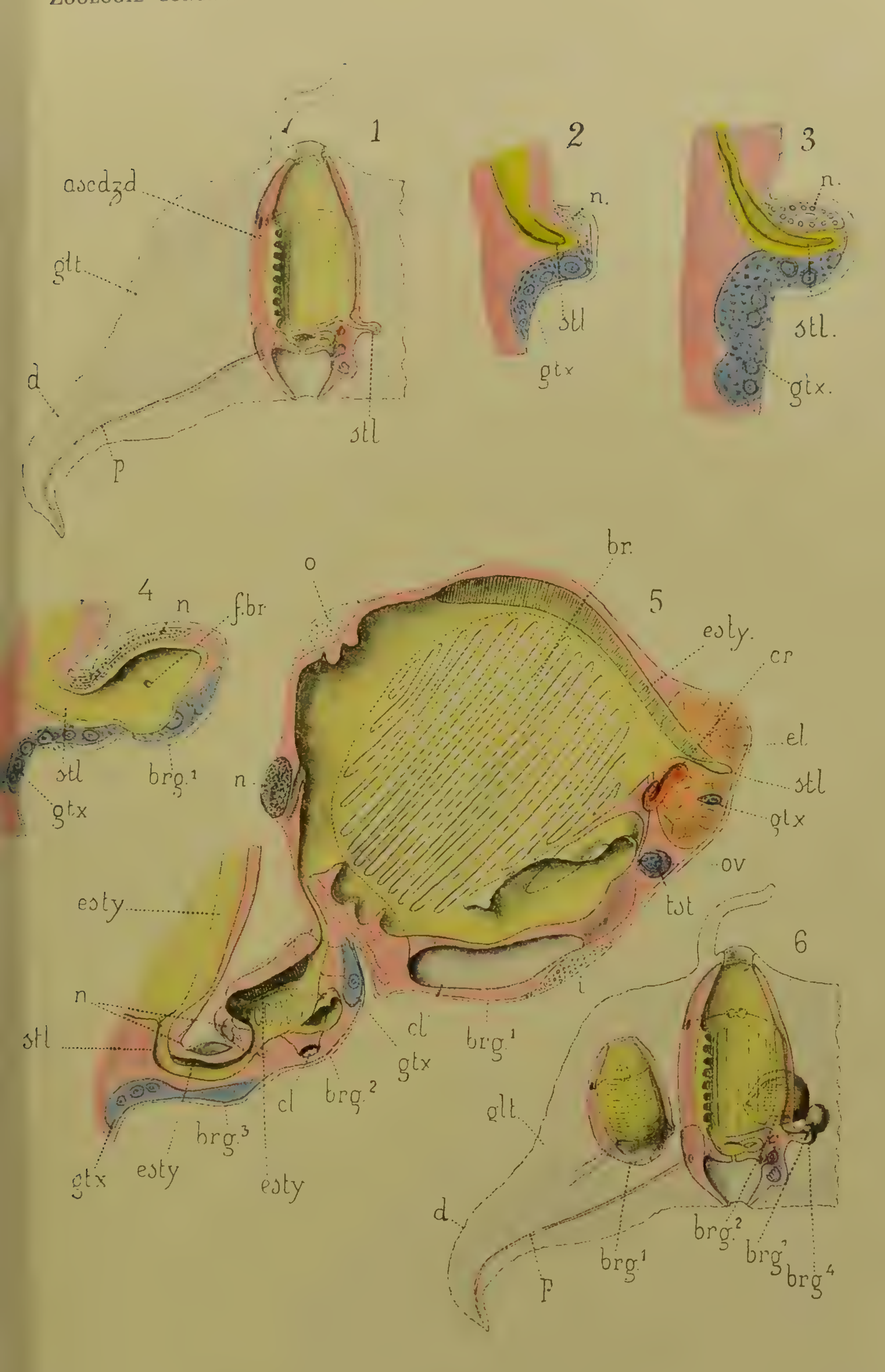
Fig. 2. Coupe sagittale du stolon jeune montrant les organes qui y sont contenus (im. Seeliger).

Fig. 3. Coupe sagittale du stolon à un état un peu plus avancé que dans la figure 2 (im. Seeliger).

Fig. 4. Coupe sagittale du stolon commençant à séparer un premier bourgeon (im. Seeliger).

Fig. 5. Coupe sagittale d'un stolon présentant trois bourgeons à divers états de développement (im. Seeliger).

Fig. 6. Coupe sagittale d'un des quatre premiers individus de la colonie déjà représenté dans la figure 1, abandonnant son premier bourgeon qui gagne sa place définitive vers l'extrémité diaphragmatique du tube colonial (Sch.).


1
ascdzd
glt
d
p
stl
2
n.
stl
gtx
3
n.
stl.
gtx.
4
n
f.br
stl
brg.1
gtx
o
br.
5
esty.
cr
el
stl
gtx
ov
tst
n
esty
n
stl
i
cl
brg.1
gtx
brg.2
cl
brg.3
gtx
esty
esty
6
glt
d
p
brg.1
brg.2
brg'
brg.4

remarquables. La vésicule endodermique devient le *pharynx* qui, ventralement, forme l'*endostyle* et, inférieurement, bourgeonne le *tube digestif*, exactement comme chez les quatre premiers ascidiozoïdes. Aucune différence non plus avec ce que nous avons décrit chez ces quatre premiers bourgeons, relativement à la formation des *fentes stigmatiques* transversales (*br.*), de la *bouche*, au-dessous de laquelle bourgeonnent les *tentacules*, et du *cloaque*. Les éléments mésodermiques forment : 1° un *éléoblaste* (*el.*) pas très volumineux, situé autour de la racine du pédicule qui deviendra le stolon ; 2° une *vésicule péricardique* (*cr.*) d'où naîtra le *cœur* par invagination incomplète, la paroi pharyngienne achevant de clore la fente restée ouverte ; 3° les rares *muscles* de l'animal ; 4° deux paires d'accumulations cellulaires données comme indéterminées, mais qui ne peuvent représenter que les *organes phosphorescents* et *hématopoiétiques* dont elles occupent exactement la place ; 5° enfin, des globules de sang.

Reste le cordon génital dont il faut préciser l'évolution. Il est placé, à l'origine, à la base du stolon (**43**, *fig. 2*, *gtx.*), du côté ventral, à moitié dans le stolon, à moitié dans le corps du parent où il se continue avec sa portion proximale qui a formé les organes génitaux du parent. Chaque étranglement séparant un nouveau segment à la base du stolon (**43**, *fig. 4*), coupe l'extrémité distale du cordon qui passe dans le segment, tandis que le cordon lui-même s'allonge pour fournir aux frais de ces décapitations successives (**43**, *fig. 5*, *gtx.*). La portion passée dans le segment s'avance vers sa partie distale, de manière à se loger dans la région où sera le stolon du bourgeon né de ce segment et là, se comporter de nouveau de la manière que nous venons de décrire, c'est-à-dire, former les organes génitaux du bourgeon (**43**, *fig. 5*, *ov.* et *tst.*) par sa partie proximale et le cordon génital du stolon de ce dernier par sa partie distale. Quant à la manière dont la portion proximale forme les organes génitaux, nous l'avons suffisamment expliquée en décrivant l'anatomie et l'origine de l'œuf.

Les ascidiozoïdes ayant tous, aussi bien les suivants que les quatre premiers, la face ventrale tournée vers le fond en cul-de-sac du tube colonial, il semblerait que les bourgeons nés du stolon ventral doivent prendre place entre leur parent et cette extrémité en cul-de-sac, en sorte que les individus les plus jeunes seraient au sommet fermé du tube, et les plus âgés vers l'orifice libre ; les quatre premiers ascidiozoïdes seraient alors au bord même de cet orifice. C'est le contraire qui a lieu. Les stolons, en effet, en s'allongeant contournent le corps des parents (**43**, *fig. 6*) et leur pointe passe du côté dorsal, en sorte que chaque bourgeon en devenant libre passe au côté dorsal du parent, c'est-à-dire entre lui et l'orifice du tube colonial. Les plus jeunes individus (*brg. 1*) sont donc toujours les plus voisins de l'orifice et les plus âgés vers le sommet fermé du tube colonial dont les quatre ascidiozoïdes primitifs occupent l'extrémité tout à fait terminale.

De la sorte, les individus qui occupent, à un moment donné, le bord de l'orifice en sont à chaque génération séparés un peu plus et refoulés vers le sommet par les nouveaux venus ; et c'est ainsi que, conformément à ce que nous avons expliqué en décrivant l'anatomie, les prolongements musculeux du corps (**43**, *fig. 6*, *p.*) qui servent à mouvoir le diaphragme s'allongent de plus en plus, jusqu'à ce qu'enfin, ne pouvant plus suffire à cet allongement, ils se détachent de leur insertion au diaphragme, se rétractent vers les ascidiozoïdes qui les portent et se fondent peu à peu dans leur corps.

Les quatre premiers ascidiozoïdes tenaient leur tunique du cyathozoïde, mais tous les individus nés par la suite sécrètent une tunique qui s'ajoute à la substance tunicale commune qui forme le tube colonial et concourt à son accroissement. Tout bourgeon devenu libre au côté dorsal de son parent se met à bourgeonner pour son compte, en sorte que l'accroissement de la colonie a lieu en tous ses points, mais elle est surtout active au niveau de l'orifice où sont les individus les plus jeunes et les plus nombreux.

En somme, si l'on jette un coup d'œil sur l'ensemble de cette évolution, on reconnaîtra que la colonie entière provient de l'accroissement indéfini du stolon du cyathozoïde, et non pas de tout le stolon, mais spécialement de sa pointe et de ses trois étranglements qui deviennent les stolons de la génération suivante ; et, dans les stolons de toutes les générations, s'établit la même différence entre les portions renflées, qui limitent leur évolution ultérieure en devenant un ascidiozoïde et les portions étranglées intermédiaires, à accroissement indéfini, qui formeront les stolons de ces ascidiozoïdes et par conséquent donneront naissance à leurs descendants.

Pour ce qui est de la reproduction sexuelle, elle a lieu par les bourgeons qui, devenus adultes, forment chacun un œuf qui se développe en une colonie (un cyathozoïde, plus quatre ascidiozoïdes), laquelle est pondue par le cloaque. Seuls les quatre premiers ascidiozoïdes sont privés d'œuf, ne développant de leur rudiment génital que le testicule dont les spermatozoïdes pourront féconder des œufs de leurs descendants.

GENRES

Pyrosoma (Péron) est le genre unique de cet ordre. Nous venons de le décrire comme type morphologique. (Colonie, 3 ou 4cm à 1m20 ; ascidiozoïde, 3 à 5mm de long, ce qui est aussi l'épaisseur du tube colonial ; toutes les mers chaudes et tempérées, y compris la Méditerranée, jusqu'à des latitudes moyennes, 47° lat. Sud.)

2e Ordre

SYNASCIDES. — *SYNASCIDA*

[Tethyes composées (Savigny); — Ascidies composées (Delle Chiaje); *Synascidiæ* (Häckel); — *Eutremata aplousiobranchiata* (Lahille, *p.p.*) + *Eutremata stolidobranchiata* (Lahille, *p. p.*)]

TYPE MORPHOLOGIQUE

Dans la sous-classe des Ascidiæ, l'ordre des Luciæ (Pyrosome) était une forme aberrante modifiée par la vie pélagique et présentant sous plus d'un rapport une transition entre les Ascidies et les Thalies; aussi notre type morphologique des Ascidiæ ne s'appliquait-il à lui que très imparfaitement. Il n'en est plus de même ici et nous n'avons pour le transformer en celui des Synascides qu'à ajouter quelques mots à sa description (Voir page 228). Que l'on se représente des ascidiozoïdes semblables à celui de notre type morphologique, nés les uns des autres par bourgeonnement et, le plus souvent, logés côte à côte dans une tunique commune. Ils forment ainsi une colonie ou *cormus*, non pas creuse, mais massive, adhérente à quelque support, rocher ou plante marine, et les individus, courbés en U, communiquent par leurs deux orifices avec la surface extérieure de la colonie. Mais, tandis que les bouches s'ouvrent à la surface toutes isolément, les orifices cloacaux individuels débouchent presque toujours par groupes dans des excavations de la surface qui constituent des *cloaques communs*. Les individus groupés autour de cloaques communs constituent ce que l'on appelle un *système* ou *cœnobie* et ces systèmes ont parfois des formes géométriques plus ou moins régulières (1). Dans la substance tunicale commune se rencontrent parfois les *spicules calcaires* ordinairement incolores et réfléchissant de la lumière blanche, parfois colorés de nuances diverses.

Le bourgeonnement qui donne naissance à ces colonies est un trait

---

(1) On distingue les systèmes suivants :

Circulaire, bouches en rond autour d'un cloaque central;

Étoilé, bouches dessinant une étoile autour du cloaque central;

Elliptique, c'est le cercle du système circulaire allongé en ellipse;

Méandrique, la courbe formée par les bouches devient sinueuse;

Bicyclique, c'est la figure que l'on obtiendrait en invaginant une moitié de la circonférence d'un système circulaire dans l'autre; l'espace intérieur prend la forme d'un croissant et le cloaque est entre la courbe concave et la courbe convexe, dans la partie moyenne la plus large;

Lobé, c'est une exagération du système méandrique dans laquelle les lobes de la courbe se détachent et constituent comme autant de petits systèmes isolés et en apparence dépourvus de cloaque, mais en réalité rattachés par des galeries tunicales au cloaque dont ils se sont écartés;

Irrégulier, ce terme se définit de lui-même.

Les quatre premiers systèmes sont dits *simples* ou *directs* parce que le cloaque de chaque ascidiozoïde se jette directement dans le cloaque commun; les autres sont dits *composés* ou *indirects*, parce que les cloaques individuels communiquent avec le cloaque commun par des canaux plus ou moins longs et compliqués, creusés dans la tunique commune.

caractéristique du groupe. Mais, ici encore, nous devons renvoyer à plus loin sa schématisation, car il se fait par des procédés variés que l'on ne peut ramener à un type unique.

L'ordre des Synascida se divise en quatre sous-ordres :

Polyclinidæ, ascidiozoïdes empâtés dans une substance tunicale commune, formant des cœnobies irrégulières autour du cloaque commun et disposés perpendiculairement à la surface ; de forme très allongée, le tube digestif, les organes génitaux et le cœur étant superposés de haut en bas dans un long sac viscéral situé au-dessous de la branchie ;

Didemnidæ, ascidiozoïdes empâtés dans une substance tunicale commune, formant d'ordinaire des cœnobies irrégulières autour du cloaque commun et disposés perpendiculairement ou obliquement à la surface ; de forme modérément allongée, les viscères étant rapprochés dans un court sac viscéral situé au-dessous de la branchie ;

Botryllidæ, ascidiozoïdes empâtés dans une substance tunicale commune, groupés en cœnobies régulières autour de cloaques communs et disposés presque tangentiellement à la surface ; de forme très courte, les viscères étant remontés sur le côté gauche au-dessus du fond du sac branchial. — Appendice : *Polystyelideæ*, groupe mal défini et mal connu dont le caractère bourgeonnant n'est pas établi pour tous les genres et qui se rapproche presque autant des Cynthidæ que des Synascida ;

Clavelinidæ, ascidiozoïdes disposés sur des stolons rampants, épars ou plus ou moins groupés, mais non empâtés dans une substance tunicale commune, ne formant pas de cœnobies, dépourvus de cloaque commun ; de forme courte sans abdomen, ou modérément allongée avec un abdomen, les viscères étant situés immédiatement au-dessous de la branchie ou rejetés sur le côté gauche de cet organe.

1er Sous-Ordre

POLYCLINIDÉS. — *POLYCLINIDÆ*

[Polycliniens (H. Milne-Edwards) ; — *Polyclinidæ* (Giard) ; *Ascidiæ glomeratæ p. p.* (Giard)]

TYPE MORPHOLOGIQUE

(Pl. 44 et fig. 179 à 183)

Anatomie. — *Caractères de la colonie.* — La colonie est massive ou encroûtante, mais toujours épaisse, et il n'en saurait être autrement, les individus étant très longs et disposés perpendiculairement à la surface libre (**44**, *fig. 1*). Leurs bouches (*o. s.*) sont éparses sans ordre à la surface et, çà et là, se montrent, sans régularité, quelques larges orifices anfractueux (*o. cl.*) qui sont les cloaques communs. De ces cloaques communs partent des sortes de galeries superficielles creusées dans la



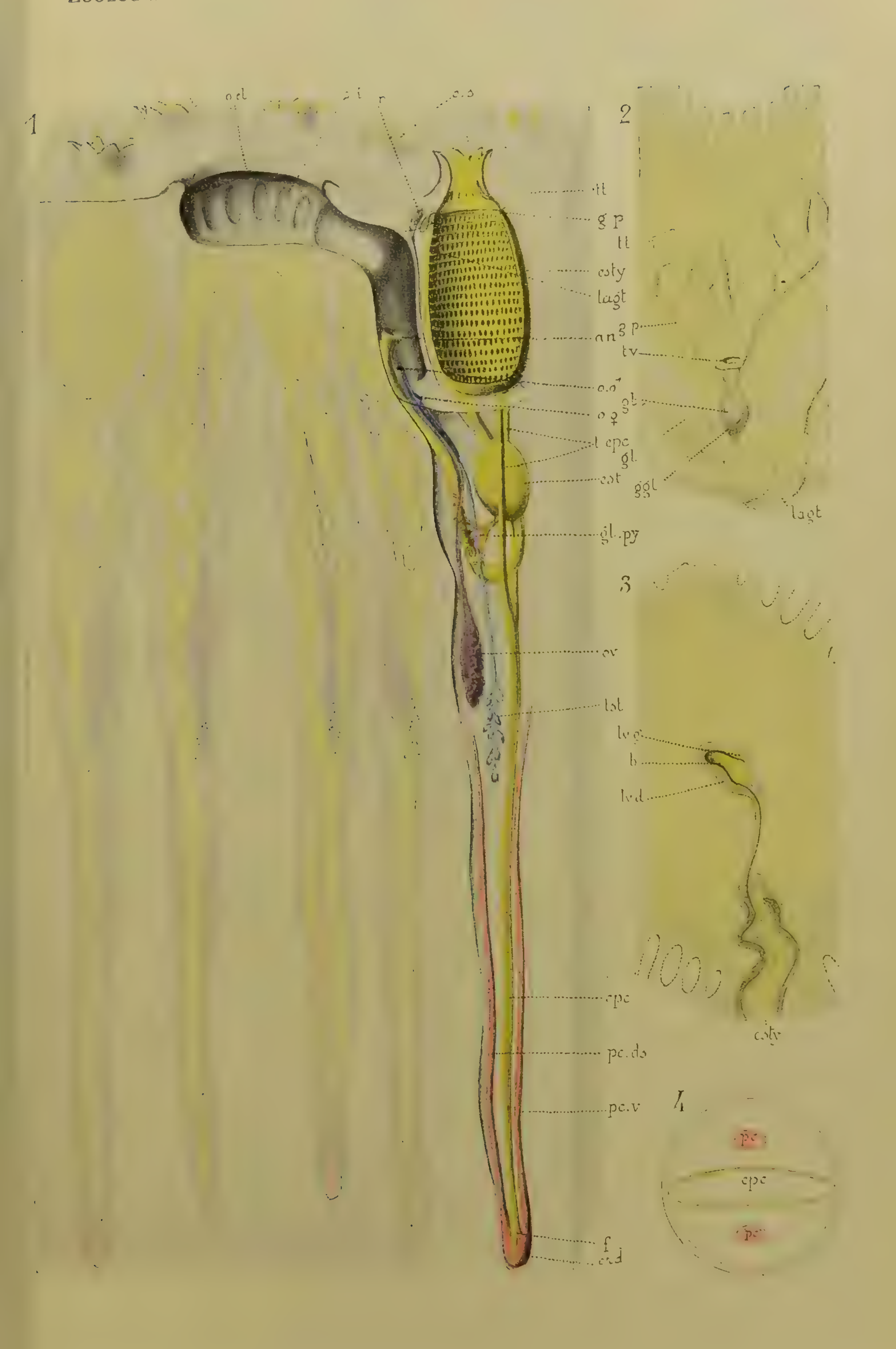
Pl. 44.

POLYCLINIDÆ

(TYPE MORPHOLOGIQUE)

an., anus;
b., bouche;
crd., cœur;
epc., tube épicardique;
est., estomac;
esty., endostyle;
f., bifurcation du tube épicardique;
ggl., ganglion nerveux;
gl., glande subneurale;
gl. py., glande pylorique;
g. p., gouttière péricoronale;
lagt., crochets;
lv. d., lèvre droite;
lv. g., lèvre gauche;
n., ganglion nerveux;
o. ♂., orifice génital mâle;
o. ♀., orifice génital femelle;
c. cl., orifice cloacal commun;
o. i., orifices cloacaux individuels;
o. s., orifice du siphon;
ov., ovaire;
pc. ds., corne dorsale du péricarde;
pc. v., corne ventrale du péricarde;
t. epc., tube épicardique;
tst., testicule;
tt., tentacules;
tv., tubercule vibratile.

Fig. 1. Coupe d'une partie de la colonie passant par le cloaque et le plan sagittal d'un individu (Sch.).
Fig. 2. Partie supérieure du siphon dorsal de la chambre branchiale vue de dedans (d'ap. Maurice).
Fig. 3. Partie inférieure de la chambre branchiale (d'ap. Maurice).
Fig. 4. Coupe transversale de la région cardiaque (Sch.).


1
2
3
4
tt
g p
esty
lagt
an
o.♂
o ♀
l epc
gl.
est
gl. py
ov
tst
pc
pc.do
pc.v
f
end
lagt
epc

tunique et qui aboutissent (*o. i.*) aux cloaques individuels situés souvent assez loin. Le plancher et les parties latérales de ces galeries sont formés par la substance tunicale seule, mais dans l'épaisseur de leur plafond s'avance souvent un prolongement musculeux du bord dorsal du cloaque de l'ascidiozoïde auquel conduit la galerie. Ces prolongements convergent donc des cloaques individuels vers le cloaque commun qu'ils servent à maintenir béant : on les appelle les *languettes cloacales*. Les ascidiozoïdes sont complètement indépendants les uns des autres dans la colonie.

Il n'y a pas non plus de *prolongements vasculaires* de la paroi du corps dans la tunique commune. Bien que formées d'une manière analogue, les languettes cloacales ne représentent pas ces prolongements.

Organisation générale de l'ascidiozoïde. — Les ascidiozoïdes ont les deux siphons rapprochés l'un de l'autre, le cloacal étant situé très haut à la face dorsale du corps. Dans le corps, étroit et très long, on distingue quatre régions qui sont, de haut en bas : 1° la région *pharyngo-cloacale* appelée *thorax;* 2° la région *stomacale* appelée *abdomen;* 3° la région *génitale;* 4° la région *cardiaque*, ces deux dernières constituant le *post-abdomen* (¹). Les trois premières sont plus ou moins renflées, séparées par de légers étranglements, la quatrième est cylindrique, étroite et très allongée.

Caractères des organes de l'ascidiozoïde. — Le *siphon buccal* (**44**, *fig. 1*, *o. s.*), situé à la partie supérieure du corps, est court, peu saillant à la surface du cormus, découpé en six lobes (parfois huit) peu accentués; il est garni intérieurement d'une *tunique réfléchie*, à la surface de laquelle les *cellules tunicales* prennent une disposition épithéliale régulière.

La *couronne tentaculaire* (**44**, *fig. 2*, *tt.*) comprend une douzaine environ (plus ou moins) de tentacules petits, non ramifiés, ordinairement de deux ou trois tailles, ceux de taille différente alternant régulièrement entre eux.

La *branchie*, peu développée relativement au volume du corps, est de forme cylindrique; elle est divisée en nombreuses (10 à 20) rangées de trémas par autant de sinus transversaux bien marqués et faisant saillie dans sa cavité par une lamelle horizontale ciliée, continue sur les côtés mais interrompue en avant par l'endostyle et en arrière par les languettes dorsales. Il n'y a pas de sinus longitudinaux, et la branchie n'offre pas ce caractère quadrillé que nous avons attribué au type général : les trémas sont disposés en rangées transversales bien séparées, mais leurs séparations longitudinales sont minces, non renflées en sinus verticaux continus. A son bord dorsal est une rangée de *languettes dorsales* ciliées (**44**, *fig. 1* et *2*, *lagt.*) incurvées à droite, correspondant aux sinus transversaux et en même nombre qu'eux.

(¹) Ces dénominations de thorax, abdomen et postabdomen sont dues à H. Milne-Edwards qui leur empruntait le critérium distinctif de trois tribus dont nous avons fait nos trois sous-ordres.

L'*endostyle* (**44**, *fig. 1*, **esty**.) n'offre rien de particulier; la *gouttière péricoronale* (**44**, *fig. 1* et *2*, *g. p.*), qui offre avec lui les rapports ordinaires, n'est ciliée que sur sa lèvre inférieure.

La *gouttière inférieure* est présente, mais sa lèvre droite seule (**44**, *fig. 3*, **lv. d.**) se continue avec la lèvre droite de l'endostyle (**esty**.); la gauche (**lv. g.**) est indépendante et commence un peu plus loin seulement ([1]).

La *cavité péribranchiale* règne dans toute la hauteur des parties latérales de la branchie, mais elle ne descend pas dans les régions inférieures du corps. Le long du bord ventral ses deux moitiés sont entièrement séparées. De nombreux *trabécules pariéto-branchiaux* correspondant exactement aux sinus transversaux et régulièrement disposés la traversent ([2]).

Le *cloaque* occupe toute la hauteur du bord dorsal de la branchie, mais ne s'étend pas plus bas. Le *siphon cloacal* est court en bas et sur les côtés, sa cavité seule, d'ailleurs tapissée d'une *tunique réfléchie*, se continuant par un de ces *canaux cloacaux* qui circulent tangentiellement dans la substance tunicale commune pour arriver au cloaque commun. Mais son bord dorsal se prolonge ordinairement en une *languette cloacale* qui s'étend jusqu'au cloaque commun. Cette languette est formée par un prolongement de toutes les couches des parois du cloaque et contient un diverticule de la cavité générale et des muscles. Nous avons vu qu'il sert à soutenir la voûte des canaux cloacaux.

La *musculature* consiste en *faisceaux longitudinaux* descendant des orifices, le long de la paroi du corps, jusqu'à l'extrémité terminale du postabdomen, où ils aboutissent à une sorte de bouton terminal. C'est à ce système qu'appartiennent les muscles de la languette cloacale. Il y a en outre des *faisceaux transversaux* formant des sphincters aux orifices et des muscles en ceinture correspondant aux sinus transversaux de la branchie.

Le *tube digestif* est tout entier placé au-dessous de la branchie, sauf le rectum qui remonte à une certaine hauteur dans le cloaque. L'*œsophage* part du bord dorsal du fond de la branchie et descend verticalement vers l'*estomac* (**44**, *fig. 1*, **est**.) qui est, lui aussi, vertical. L'estomac est tantôt *lisse*, tantôt *aréolé* ou *cannelé*, c'est-à-dire pourvu de saillies éparses ou de côtes verticales correspondant à autant de dépressions ou

---

([1]) Nous ne savons pas si ce caractère, indiqué par Maurice chez *Fragaroides*, est ou non général.

([2]) Au voisinage du bord ventral et sur une étendue plus ou moins grande, ces trabécules peuvent confluer en *lamelles pariéto-branchiales* horizontales, décomposant cette portion ventrale de la cavité en petits couloirs superposés, correspondant chacun à une rangée de trémas, fermés au fond par le sinus endostylaire, limités en haut et en bas par deux lamelles pariéto-branchiales, en dehors par la paroi du corps, en dedans par la paroi branchiale percée de trémas et ouverts en avant dans la portion non subdivisée de la cavité péribranchiale.

de gouttières dont est creusée sa paroi interne [1]. De l'estomac part un intestin qui descend d'abord, puis se recourbe vers la face dorsale et monte vers le cloaque où il s'ouvre (an.) vers le milieu de sa hauteur et un peu à gauche de la ligne médiane. Il est rattaché par un court mésentère à la paroi dorsale. Il y a une *glande pylorique* (gl. py.) avec ses caractères habituels.

Le *ganglion nerveux* (**44**, *fig. 1*, n. et *fig. 2*, ggl.), l'*organe vibratile* (**44**, *fig. 2*, tv.), la *glande prénervienne* (gl.) ont la disposition et les caractères ordinaires. Il y a un cordon ganglionnaire viscéral que l'on a pu suivre jusqu'à l'estomac.

Les *organes génitaux* sont représentés par un seul testicule (**44**, *fig. 1*, tst.) et un seul ovaire (ov.) [2].

L'*ovaire*, situé dorsalement à la partie supérieure de la région génitale, au-dessus du testicule et loin au-dessous de l'estomac, est un simple sac formé par une dilatation de l'oviducte. Les œufs y prennent naissance par différenciation de l'épithélium germinal qui le tapisse. L'*oviducte* monte le long de la ligne médiane dorsale, passe à droite du rectum et s'ouvre (o. ♀) un peu au-dessus du fond du cloaque, contre la paroi dorsale de cette cavité. Le fond du cloaque sert de *cavité incubatrice*.

Le *testicule* (tst.) est plus petit, situé plus bas, dorsalement aussi, mais un peu moins que l'ovaire, et d'une forme beaucoup plus déchiquetée. Le *canal déférent* monte en avant de l'ovaire vers le cloaque, mais le dépasse en passant à droite de lui et va s'ouvrir aussi (o. ♂) à la face dorsale du cloaque, entre le niveau de l'anus et celui de l'orifice génital femelle.

Nous avons gardé pour la fin la description du cardio-péricarde et des tubes épicardiques qui constituent un des caractères les plus remarquables de notre type.

Le *péricarde* est, comme d'ordinaire, un sac entièrement clos, mais il est ici très allongé. Il est ployé en deux; sa partie moyenne occupe le fond du postabdomen (**44**, *fig. 1*, crd.) et ses deux extrémités se prolongent en forme de cornes longuement effilées (pc. v. et pc. ds.) dans le postabdomen, jusque dans la région génitale, dans le plan médian, l'une en avant, l'autre en arrière. Le *cœur* (crd.) est formé, comme d'ordinaire, par une invagination longitudinale du péricarde; mais ici l'invagination n'occupe que la partie moyenne du péricarde, en sorte que le cœur, ployé en deux lui aussi, n'occupe que le fond du postabdomen, ses orifices étant longuement dépassés par les cornes du péricarde. Enfin, contrairement à l'ordinaire, l'invagination cardiaque, au

---

(1) Lahille se sert de ce caractère pour diviser le groupe en deux sous-familles, l'une [*Polyclinidæ*] à estomac lisse et l'autre [*Aplididæ*] à estomac cannelé ou aréolé. Ces cannelures ont pour effet de multiplier la surface glandulaire de l'estomac.

(2) L'ovaire semble, au moins dans certains cas (*Fragaroides*, d'après Maurice), représenter deux ovaires soudés et confondus en un organe médian. Le testicule paraît, quoique dorsal, appartenir plutôt au côté droit.

lieu de correspondre au bord supérieur du péricarde, s'est faite ici le long du bord inférieur (ou convexe) de cet organe.

Du fond du sac branchial, en avant de l'œsophage, partent deux prolongements situés symétriquement près l'un de l'autre (**44**, *fig. 1*, *t. epc.*). Ils ont reçu le nom de *tubes épicardiques* ([1]).

Chez le jeune, ils s'ouvrent au fond de la cavité branchiale, mais plus tard cette communication disparaît. Ils passent l'un à droite, l'autre à gauche de l'estomac et, au-dessous de cet organe se fusionnent en un tube, le *sac épicardique* (**44**, *fig. 1* et *4*, *epc.*), médian, très aplati d'avant en arrière, très large de droite à gauche (*f.*), qui descend jusque vers le fond du postabdomen. Cependant, un peu au-dessus du cœur, le tube se divise en deux branches droite et gauche qui, un peu plus bas, se terminent en cul de sac, de part et d'autre de la portion moyenne du péricarde. Dans toute la longueur du postabdomen, le tube épicardique est soudé par ses bords à la paroi interne du corps et divise la cavité du postabdomen en deux compartiments distincts. Le compartiment ventral contient seulement la corne antérieure du péricarde, le dorsal contient la corne postérienne de cet organe et les deux glandes génitales avec une partie de leur canal excréteur. Le cœur s'ouvre en bas par chacun de ces deux orifices dans l'un de ces deux compartiments. Or, il faut bien comprendre que la cavité du postabdomen est une vaste dépendance de la cavité générale. Elle se jette en haut dans les espaces sanguins qui entourent l'estomac, lesquels communiquent à leur tour avec les sinus de la branchie situés au-dessus. Dès lors, la circulation se comprend aisément. Le sang chassé par le cœur dans le *sinus ventral du postabdomen* arrive aux *lacunes péristomacales*, de là au *sinus ventral endostylaire*, d'où il va, par les *sinus péricoronal* et *transversaux* de la branchie, au *sinus dorsal de la branchie*, puis retombe dans les lacunes péri-stomacales qui le ramènent au cœur par le *sinus dorsal du postabdomen*. Le cours du sang suit une marche inverse quand le cœur se contracte dans le sens opposé.

La *reproduction sexuelle* a lieu par des œufs qui évoluent dans la cavité incubatrice et sont évacués par le cloaque, mais l'animal se multiplie aussi par un bourgeonnement très actif qui donne naissance aux colonies.

Le postabdomen constitue en effet un véritable *stolon*, et les *tubes épicardiques* sont les représentants du *prolongement endodermique* que nous avons vu, chez la plupart des Tuniciers précédemment étudiés, s'avancer, simple ou double, dans le stolon. Le stolon ici a seulement ceci de particulier qu'il est formé par un prolongement de la totalité du corps au lieu d'être formé par un simple diverticule, et qu'il contient entièrement un viscère, le cœur.

([1]) Ce sont Van Beneden et Julin qui les ont découverts chez la Claveline et ont proposé ce nom assez impropre, ainsi que celui de sac épicardique.

Bourgeonnement. — Le bourgeonnement (fig. 179) a lieu d'une manière très simple. Le postabdomen se segmente (fig. 179, B, *s. s.*) et sépare à son extrémité un segment libre dans la tunique commune et contenant, dans une enveloppe épidermique, le cœur et une portion du sac épicardique. Sur l'individu mère, les cornes du péricarde se ressoudent et sans doute, aux dépens du péricarde reconstitué, un nouveau cœur se forme qui fonctionnera jusqu'à ce qu'une nouvelle segmentation vienne l'enlever. Le segment détaché représente un bourgeon. A son intérieur, le cœur disparaît par atrophie; le sac épicardique se renfle vers le haut, tandis que sa partie inférieure, restée étroite, formera les tubes épicardiques, après avoir sans doute fourni un nouveau cardio-péricarde. La portion renflée supérieure se divise par deux sillons verticaux antéro-postérieurs en trois vésicules juxtaposées, une médiane (fig. 180, *v, m.*) qui deviendra le pharynx et deux latérales (*v. l.*) qui formeront la cavité péribranchiale. La première bourgeonne le tube digestif; les dernières, après s'être entièrement séparées du pharynx, se fusionnent dorsalement pour former le cloaque (fig. 181). Les stigmates se forment comme d'ordinaire. La bouche et l'orifice cloacal se forment, après que le bourgeon a gagné la surface, par deux courtes invaginations qui se mettent en communication avec les cavités correspondantes.

Fig. 179.

A, jeune *Amarœcium* avant le commencement de la division,
B, *Amarœcium* avec le post-abdomen segmenté (d'ap. Kovalevsky).
crd., vésicule cardiaque; **s.**, **s.**, **s.**, segments.

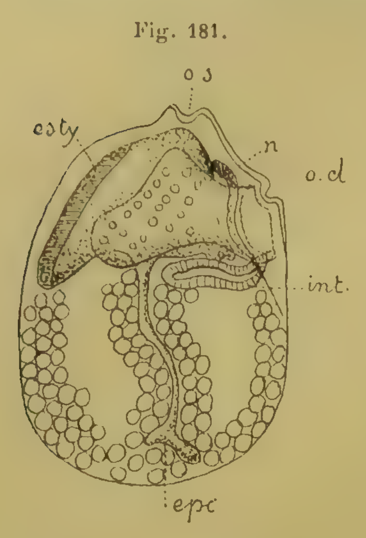
Fig. 180.

Bourgeon libre d'*Amarœcium* montrant les trois vésicules du tube épicardique et l'invagination de l'intestin (d'ap. Kovalevsky).
int., intestin; **n.**, ébauche du système nerveux; **v. l.**, vésicules latérales devant former la cavité péribranchiale et le cloaque; **v. m.**, vésicule médiane devant former la chambre branchiale.

Développement. — Les œufs pondus se développent souvent dans la cavité cloacale et il arrive même que l'embryon entre en rapport avec la mère par une sorte de placenta formé, du côté de celle-ci, par un simple épaississement de la paroi cloacale, du côté de celui-là par un épaississement de la paroi folliculaire avec accumulation de calymnocystes au point correspondant (*Amarœcium*, *Fragarium*, etc.). Le développement n'est pas si bien connu que chez les Didemnides auxquels nous renvoyons pour les nom-

breux points communs à l'embryogénie des uns et des autres. C'est la même formation d'une gastrula épibolique et l'organogénèse semble être en somme semblable, sauf sur les points suivants, si du moins on s'en rapporte au travail de Maurice et Schulgin qui aurait peut-être besoin d'être confirmé. Les deux diverticules de la cavité endodermique primitive, formés par pincement latéral de celle-ci, au lieu de représenter l'une l'estomac, l'autre l'intestin, seraient, comme chez les Clavelines d'après Van Beneden et Julin, les deux vésicules péribranchiales. Celles-ci se réuniraient sous l'ectoderme en une partie commune dorsale qui serait le cloaque (fig. 182 et 183, *o. cl.*) (endodermique aussi par conséquent), et une invagination dorsale impaire formerait seulement le siphon expirateur. L'absence d'invaginations dorsales paires nous semble bien extraordinaire et fait naître des doutes dans notre esprit. Le tube digestif (fig. 183) se formerait aux dépens d'éléments vitellins, et les muscles de la corde proviendraient d'éléments endodermiques comme celle-ci.

Fig. 181.



Bourgeon d'*Amaræcium* après la séparation des vésicules latérales (d'ap. Kovalevsky).

epc., tube épicardique; **esty.**, endostyle; **int.**, intestin; **n.**, ganglion nerveux; **o. cl.**, invagination de l'orifice du cloaque; **o. s.**, invagination de l'orifice du siphon.

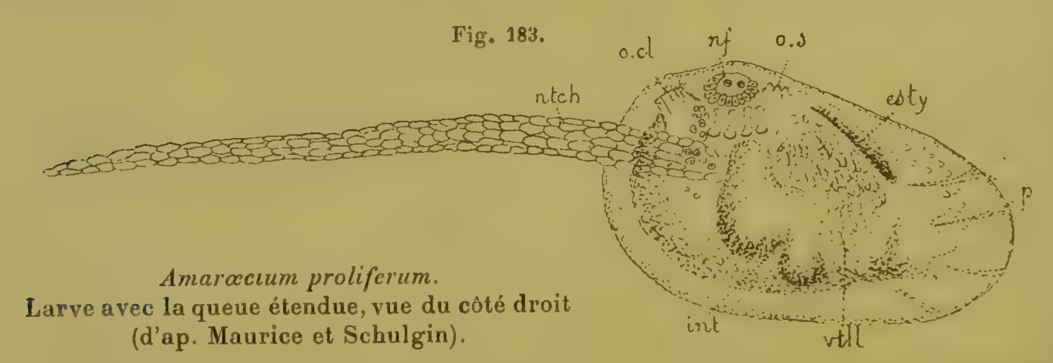
Fig. 182.



Amaræcium proliferum. Larve vue de dessus (d'ap. Maurice et Schulgin).

br., branchies; **e.**, extrémité de la queue; **esty.**, endostyle; **nf.**, système nerveux; **ntch.**, notocorde; **o. cl.**, orifice cloacal.

Fig. 183.



Amaræcium proliferum. Larve avec la queue étendue, vue du côté droit (d'ap. Maurice et Schulgin).

esty., endostyle; **int.**, intestin; **nf.**, système nerveux: **ntch.**, notocorde; **o. cl.**, orifice cloacal; **o. s.**, orifice du siphon; **p.**, papilles adhésives; **vtll.**, vitellus.

POLYCLINIDÆ

(GENRES)

Fig. 1. ***Polyclinum sabulosum*** (d'ap. Giard).

Fig. 2. ***Aplidium aspersum*** (d'ap. Drasche).

Fig. 3. ***Amaroucium densum*** (d'ap. Giard).

Fig. 4. ***Fragarium elegans*** (d'ap. Giard).

Fig. 5. Cormus de ***Circinalium*** montrant la concrescence et la blastogénèse ovarienne (d'ap. Giard).

Fig. 6. Cormus de ***Fragaroïdes aurantiacum*** (d'ap. C. Maurice).


1
2
3
4
5
6

GENRES

Polyclinum (Savigny) (**45**, *fig. 1*) ne diffère de notre type que par un seul caractère interne de quelque importance. Son tube digestif, outre qu'il présente quelques renflements accessoires, est tordu au sommet de l'anse intestinale, de telle façon que le commencement de l'anse ascendante passe à droite de la fin de l'anse descendante; mais le rectum n'en revient pas moins à gauche vers sa terminaison. La bouche a six lobes; les colonies sont massives, ordinairement sessiles; souvent des grains de sable sont englobés dans la tunique (Presque toutes les mers).

Ce caractère de torsion de l'anse intestinale se retrouve dans les genres suivants, qui constituent pour Lahille une famille [*Polyclinidæ* (Lahille)] qu'il oppose aux autres genres de notre sous-ordre dont il fait une autre famille [*Aplididæ* (Lahille)].

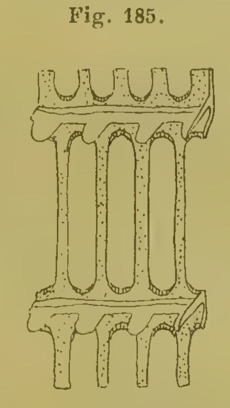
Aurantium (Giard) n'a que la valeur d'une espèce du précédent;

Glossophorum (Lahille) (fig. 184, 185 et 186) a la branchie ornée intérieurement de papilles disposées le long des sinus transversaux et qu'il faut considérer comme dérivant de lamelles horizontales insérées sur ces sinus et découpées en languettes; chaque colonie est formée, en général, d'un seul système (Méditerranée, Europe occidentale);

Fig. 184.

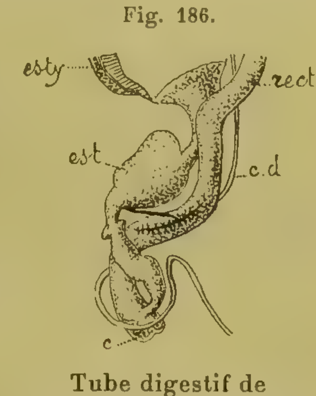
Portion de la couronne tentaculaire de *Glossophorum sabulosum* (d'ap. Lahille).

Fig. 185.



Branchie de *Glossophorum sabulosum* (d'ap. Lahille).

Fig. 186.



Tube digestif de *Glossophorum sabulosum* vu du côté gauche (d'ap. Lahille).

c., cœcum rectal; **c. d.**, canal déférent; **est.**, estomac; **esty.**, endostyle; **rect.**, rectum.

Pleurolophium (Giard) n'en serait peut-être pas distinct d'après Herdman;

Atopogaster (Herdman) ne diffère de *Polyclinum* que par son estomac plissé transversalement, la tunique est épaisse et rude (Atlantique Sud, Australie, détroit de Magellan);

Polyclinoides (von Drasche) a au contraire l'estomac plissé en long, caractère qui le rapprocherait des formes du groupe *Aplidium*; sa tunique est transparente et la colonie entière forme des masses transparentes (Ile Maurice);

Aplidiopsis (Lahille), ayant l'anse intestinale non tordue, devrait appartenir au groupe suivant avec lequel il forme transition. Lahille le laisse ici en raison de son estomac à parois lisses (Méditerranée, Atlantique, détroit de Magellan).

Pharyngodictyon (Herdman) se distingue de tous les autres genres par le caractère rudimentaire de sa branchie formée d'un simple réseau de sinus à mailles rectangulaires sans membrane branchiale spéciale percée de trémas. L'eau passe simplement dans les mailles des sinus (Océan antarctique, par 1.600 brasses).

Tylobranchion (Herdman) a, comme *Glossophorum*, des papilles le long des sinus transversaux; mais ici, ces papilles, souvent claviformes, parfois ramifiées, sont des cœcums vasculaires en communication avec les sinus qui les portent (Ile Kerguelen).

Aplidium (Savigny) (**45**, *fig. 2*) a, comme notre type morphologique, l'anse intestinale non tordue, mais l'estomac est pourvu de fortes cannelures longitudinales. La bouche a six lobes; le corps est relativement court; il n'y a pas de languettes dorsales; l'orifice cloacal est reculé assez

loin de la bouche; les colonies, massives ou lobées, sont formées de systèmes composés, irréguliers (Dans presque toutes les mers).

Ces caractères du tube digestif se rencontrent aussi dans les genres suivants :

Psammaplidium (Herdman), ne différant du précédent que par des grains de sable dans sa tunique, ne mérite sans doute pas de faire un genre (Atlantique, Australie);

Amaroucium (H. Milne-Edwards) (**45**, *fig. 3*) a seulement l'orifice cloacal beaucoup plus rapproché de la bouche et le corps beaucoup plus long (Presque toutes les mers);

Triglossium (Giard) est à peine un sous-genre du précédent.

Sigillina (Savigny) a la branchie plus étroite que l'abdomen et le postabdomen très allongé; les colonies sont allongées et pédonculées (Sud-Est de l'Australie).

Fragarium (Giard) (**45**, *fig. 4*) diffère d'*Aplidium* par sa bouche à lobes en nombre variable, 6 à 12, souvent 8; les cloaques communs sont larges et ont les bords denticulés (Méditerranée et Europe occidentale).

Fragaroides (Maurice) (**45**, *fig. 6*) a constamment huit lobes buccaux (Méditerranée).

Sidnyum (Savigny) a de nouveau six lobes buccaux, mais son estomac est *aréolé*, c'est-à-dire garni de bosselures éparses correspondant à des dépressions intérieures qui sont comme le morcellement des sillons longitudinaux de *Fragarium*; il n'y a pas de languettes cloacales; souvent chaque système détermine un lobe saillant (Atlantique nord et sud).

Morchellium (Giard) (Atlantique nord et sud) et

Synoicum (Phillipps) (fig. 187) (Spitzberg) sont des genres voisins.

Parascidia (H. Milne-Edwards) a huit lobes buccaux et l'estomac plissé longitudinalement (Europe occidentale);

Circinalium (Giard) (**45**, *fig. 5*) est voisin du précédent; il a huit lobes buccaux, ses colonies sont sessiles;

Morchelliopsis (Lahille) n'est qu'un sous-genre de *Circinalium* à six lobes et à colonies pédonculées.

Fig. 187.



Synoicum turgens (d'ap. Gottschaldt).

Morchellioides (Herdman) a aussi huit lobes buccaux mais l'estomac aréolé (Atlantique nord et sud).

Polyclinopsis (Gottschaldt) mériterait, d'après son auteur, de constituer un groupe de valeur égale aux Polyclinidés car, s'il se rattache à ceux-ci par son corps à trois régions bien séparées, il en diffère par ses organes génitaux séparés l'un de l'autre, l'ovaire dans le post-abdomen et le testicule dans l'abdomen; ce dernier, en outre, est tubuleux, un peu comme chez les Distomines (Voir ci-dessous), et non en grappe comme d'ordinaire. La colonie est épaisse, massive, arrondie; la tunique, cartilagineuse, est rendue plus coriace encore par des grains de sable; les ascidiozoïdes forment des systèmes arrondis ou plus ou moins allongés (Spitzberg).

2e Sous-Ordre

DIDEMNIDÉS. — *DIDEMNIDÆ*

[Didemnides (H. Milne-Edwards); — *Didemnidæ* (Giard)]

Il se divise en deux tribus, dont nous décrirons séparément les types morphologiques :

Didemnina, siphon cloacal des ascidiozoïdes aboutissant à des cloaques communs;

Distomina, les deux siphons des ascidiozoïdes, sauf rare exception, aboutissant isolément à la surface.

1re Tribu

DIDEMNINES. — *DIDEMNINA*

[*Didemnidæ* (Lahille); — *Ascidiæ reticulatæ p. p.* (Giard)]

TYPE MORPHOLOGIQUE

(**Pl. 46** et Fig. 188 a 191)

N'était le raccourcissement du corps qui est un acheminement vers les formes les plus élevées des Tuniciers, ce type devrait être considéré comme inférieur au précédent et décrit avant lui, car toute son organisation est plus simple, plus rudimentaire.

Anatomie. — La colonie (**46**, *fig. 1*) est mince et encroûtante, ce qui est rendu possible par la petitesse absolue et le raccourcissement du corps des ascidiozoïdes dont la longueur règle l'épaisseur de la colonie. La tunique commune contient souvent des *spicules calcaires* simples ou étoilés (**46**, *fig. 2*, *sq.*). Pour le reste, elle présente les caractères ordinaires.

Les ascidiozoïdes sont entièrement indépendants les uns des autres, comme dans le type précédent, mais ils ne sont pas, comme dans ce dernier, libres de toute attache à la tunique. Ils émettent, en effet, un ou quelques diverticules tunicaux (**46**, *fig. 2*, *mcl.*) qui, soit simples, soit ramifiés, en tout cas les rattachent aux parties profondes de la tunique et qui, étant pourvus de muscles, leur permettent de se rétracter. L'orifice cloacal (*o.cl.*) est souvent placé très bas sur la face dorsale, ce qui fait que les galeries intratunicales qui conduisent aux cloaques communs sont, à leur départ au moins, moins superficielles. Ces galeries sont très larges, très irrégulières et aboutissent à de très larges cloaques communs irréguliers. La substance tunicale commune se trouve ainsi comme minée de cavités beaucoup plus vastes que dans le type précédent.

Tels sont les caractères de la colonie; énumérons maintenant ceux des ascidiozoïdes. Le corps beaucoup plus court que chez les Polyclinidés n'a que deux régions : la *région branchiale* ou *thoracique* et la *région viscérale* ou *abdominale*, et, dans celle-ci, le cœur et les organes

génitaux sont situés, soit sur les côtés de l'anse digestive, soit immédiatement au-dessous, à son contact, en sorte qu'il n'y a pas de post-abdomen.

La *bouche* (o.s.) a six lobes. Le *siphon branchial*, la *couronne tentaculaire*, la *gouttière coronale* ne présentent rien de particulier. La branchie beaucoup plus simple que dans le type précédent ne présente que trois (parfois quatre, très rarement six) *rangées de trémas*. Ces rangées sont séparées par des *sinus transversaux* bien marqués, munis en dedans d'une lamelle horizontale ciliée, saillante dans la cavité branchiale et qui, interrompue du côté ventral de l'endostyle, se continue dorsalement d'un côté à l'autre. Il n'y a pas de sinus longitudinaux. L'*endostyle* (esty.) présente ses caractères habituels, mais les *languettes dorsales*, en même nombre que les sinus transversaux et leur correspondant, sont rejetées du côté droit, assez loin de la ligne médiane. Elles sont d'ailleurs grandes, incurvées vers la ligne médiane, ciliées, implantées sur la lamelle transversale correspondante qui ne s'interrompt pas à leur niveau.

La *gouttière ventrale*, l'*organe vibratile* (o.vb.), le *ganglion* (n.) et la *glande prénervienne* ne présentent rien de particulier. La *cavité cloacale* située assez bas, souvent au niveau de la partie inférieure de la branchie, a, pour le reste, la disposition habituelle.

Les *cavités péribranchiales* sont aussi disposées normalement; elles descendent à quelque distance au-dessous de la branchie. Sauf exceptions qui seront signalées en décrivant les genres, il n'y a pas de *trabécules pariéto-branchiaux*, en sorte que la branchie est rattachée au corps uniquement à la base du siphon branchial, le long de l'endostyle (esty.) et, sur une hauteur assez grande, le long de la ligne intersiphonale. La *musculature* est semblable à celle du type précédent; mais il y a en outre, comme chez les Pyrosomes, un prolongement des faisceaux longitudinaux dans le (ou les) diverticules tunicaux qui sert de *muscle rétrateur*. Ces *diverticules tunicaux* ne sont point ramifiés, et il y en a toujours au moins un principal inséré à droite au niveau du fond de la branchie, non loin du bout de l'endostyle, et qui va s'insérer à la surface adhérente de la tunique commune.

Le *tube digestif* complètement ployé en U est remarquable par la complexité de sa forme. Il présente au moins trois renflements. Après l'*œsophage*, vient un *estomac* lisse (est.), puis un rétrécissement pylorique, puis un *intestin* renflé en vésicule (int.), puis un rétrécissement qui le sépare d'un *rectum* (rect.) renflé à sa base en cœcum et qui va en s'effilant jusqu'à l'*anus* situé dans le cloaque assez haut et un peu à gauche.

Il y a une *glande pylorique*.

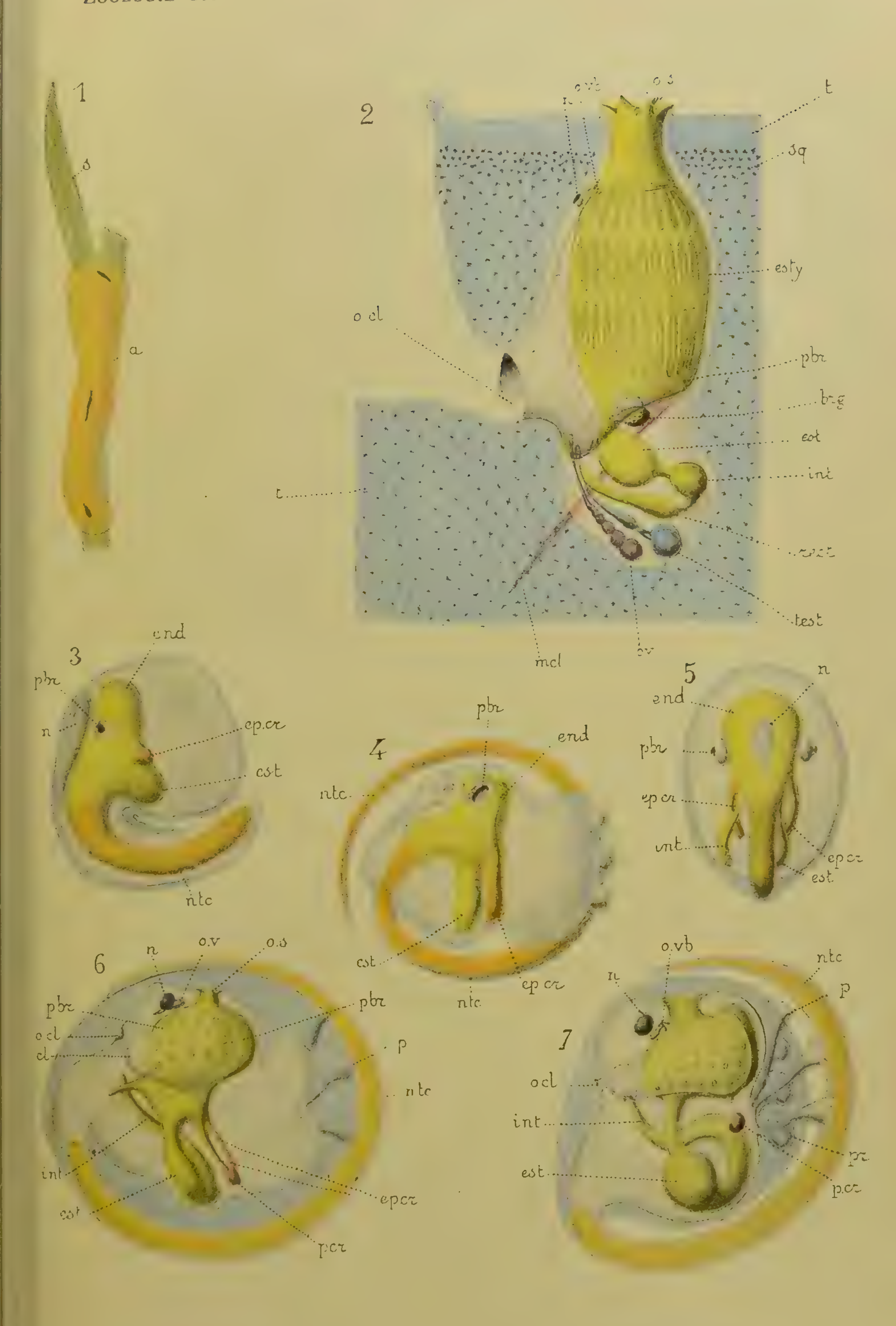
Le *cœur*, contenu dans un *péricarde* de dimensions très modérées, est situé presque verticalement sous l'intestin. La circulation se fait par les voies habituelles en suivant les *sinus sous-endostylaire*, *péri-*

DIDEMNINA

(TYPE MORPHOLOGIQUE)

a., colonie de ***Didemmum***;
brg., bourgeon thoracique;
cl., cloaque;
end., sac endodermique,
ep. cr., tubes épicardiques;
est., estomac;
esty., endostyle;
int., intestin;
mcl., muscle rétracteur;
n., système nerveux;
ntc., notocorde;
o., ouverture du cloaque commun;
o. cl., orifice cloacal;
o. s., orifice du siphon;
ov., ovaire;
o. vb., organe vibratile;
p., papilles adhésives;
pbr., cavités péribranchiales;
p. cr., péricarde;
pr., prolongements ectodermiques;
rect., rectum;
s., support de la colonie;
test., testicule.

Fig. 1. Colonie de ***Didemmum cereum*** (d'ap. Giard).
Fig. 2. Un individu (Sch.).
Fig. 3. Embryon au moment de la formation des diverticules endodermiques et de l'invagination péribranchiale, vu du côté droit (Sch.).
Fig. 4. Embryon à un stade plus avancé que celui réprésenté dans la figure 3 et chez lequel les papilles adhésives commencent à se former, vu du côté droit (im. Salensky).
Fig. 5. Embryon au même stade que dans la figure 4, vu de dos (Sch.).
Fig. 6. Embryon au moment de la formation du cloaque et du péricarde (Sch.).
Fig. 7. Embryon après la formation du cloaque et des prolongements ectodermiques (d'ap. Salensky).

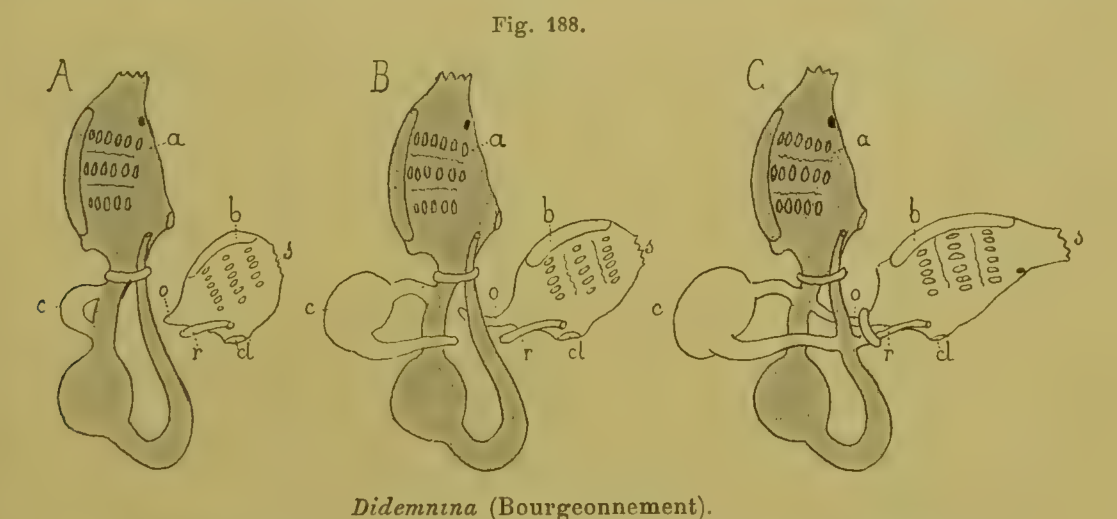

1
s
a
2
t
sq
esty
o cl
pbr
brg
est
int
test
mcl
ov
3
end
pbr
n
ep.cr
est
ntc
4
pbr
end
ntc
est
ep cr
5
n
end
pbr
ep cr
int
est
6
n
o.v
o.s
pbr
o cl
cl
p
ntc
int
est
epcr
pcr
o.vb
ntc
p
7
ocl
int
est
pr
p.cr

coronal, *transversaux de la branchie*, *dorsal*, et les lacunes périviscérales.

Les *organes génitaux* sont situés immédiatement au-dessous de l'intestin ou dans l'anse intestinale, un peu à droite. Le *testicule* arrondi (*test.*) émet un *spermiducte* qui, d'ordinaire, s'enroule en spirale autour de lui, puis monte vers le cloaque en passant à droite du rectum. L'*ovaire* très simple (*ov.*) est formé par un long sac piriforme où se forment au fond les œufs, tandis que le col s'effile en un oviducte qui va s'ouvrir près du pore génital mâle.

Bourgeonnement. — Le bourgeonnement est très différent de celui des Polyclinidés et fort remarquable. Nous avons vu que parfois, le tube digestif se forme de deux bourgeons indépendants qui se rapprochent ensuite et se soudent en un organe unique. Il se passe ici quelque chose d'analogue, mais pour l'ensemble du corps. En un point situé très bas dans la cavité péribranchiale, du côté droit, en face de l'estomac, se forme un refoulement saillant dans la tunique commune, à la surface du corps, comme une petite gibbosité. Ce refoulement comprend la paroi du corps, le feuillet somatique de la membrane péribranchiale et un diverticule de la cavité générale interposé entre eux; sa cavité centrale est un diverticule de la cavité péribranchiale : on l'appelle le *bourgeon thoracique* (**46**, *fig.* 2, *brg.*). Il se transforme, en effet, sans que l'on connaisse exactement le processus (plus ou moins semblable sans doute à celui que nous décrirons bientôt chez les Botryllidés), en un *thorax* (fig. 188, *A*, *b.*), c'est-à-dire en cette partie supérieure du corps

Fig. 188.



Didemnina (Bourgeonnement).
A, B, C, trois stades successifs du bourgeonnement de *Trididemnum* (im. Della Valle).
a., individu producteur; **c.**, bourgeon abdominal; **cl.**, ouverture cloacale du bourgeon; **o.**, œsophage du bourgeon; **r.**, rectum du bourgeon; **s.**, orifice du siphon du bourgeon.

qui comprend la branchie, le cloaque et les cavités péribranchiales; il porte même, appendus, à la branchie un segment d'œsophage (*o.*) et au cloaque un segment de rectum (*r.*), l'un et l'autre avec leurs connexions normales à l'extrémité supérieure mais libres en bas, comme s'ils avaient été sectionnés sur un individu complet. Ce bourgeon se sépare,

à sa partie supérieure, du corps du parent et se met en rapport avec le dehors par deux orifices qui deviennent ses siphons buccal (*s.*) et cloacal (*cl.*), le premier ouvert directement à la surface, le second débouchant dans une galerie aboutissant au cloaque commun. D'autre part, tout à fait indépendamment du bourgeon thoracique et avant lui, s'est formé un *bourgeon abdominal* constitué par un refoulement œsophagien qui se porte aussi vers la surface du côté droit. D'abord arrondi, ce refoulement se sépare de l'œsophage en son milieu, restant adhérent à l'œsophage en haut et en bas, et se transforme ainsi en un diverticule en anse de pot; puis l'anse se sépare de l'œsophage en bas (*B*, *c.*) et la voilà transformée en un canal appendiculaire. Ce canal s'allonge, se renfle à certaines places et se montre bientôt sous la forme d'un petit tube digestif appendu par l'œsophage à l'œsophage du parent; son extrémité rectale se soude secondairement au rectum du parent qui se trouve avoir ainsi deux tubes digestifs. Mais pendant ce temps, les segments d'œsophage et de rectum du bourgeon thoracique se sont allongés et soudés, le premier au point de jonction de l'œsophage du parent et de l'œsophage du bourgeon abdominal, le second au point de jonction du rectum du parent et du rectum du bourgeon abdominal (*C*, *c.*). On a alors un être à deux thorax complets et séparés en haut, mais se fusionnant en bas en un corps commun qui contient deux tubes digestifs soudés l'un à l'autre à l'œsophage et au rectum. Entre temps, se sont formés, aux dépens du bourgeon abdominal, un deuxième cardio-péricarde et une deuxième paire d'organes génitaux (1).

Une séparation longitudinale qui n'est pas sans analogie avec celle de la multiplication scissipare des animaux inférieurs sépare alors les deux individus, la séparation au point de jonction des trois œsophages et des trois rectums se faisant de manière à laisser d'un côté les organes du parent et de l'autre les deux ébauches du bourgeon qui se soudent en un tube continu (2).

Développement. — L'œuf est beaucoup plus riche en vitellus nutritif que chez les autres Ascidies et il en résulte que les macromères sont plus gros, plus nombreux, groupés en une masse et que la *gastrula* se forme par épibolie. L'*endoderme* (fig. 189 et 190, *en.*) ne forme pas une vésicule, mais une masse pleine, aussi n'y a-t-il plus de canal neuren-

(1) On n'est pas sûr cependant que les organes génitaux ne naissent pas directement de ceux du parent. Dans ce cas, le bourgeon naîtrait donc d'au moins trois ébauches indépendantes.

(2) Il y a lieu de remarquer la précision des forces organiques attractives qui établit les relations convenables entre tous ces rudiments séparés. Souvent, cependant, il se produit des monstres à deux thorax pour un corps ou à deux tubes digestifs pour un seul thorax lorsque des deux bourgeons, un seul s'est développé. Dans le second cas, le tube digestif du parent arrive en général à se détruire, en sorte que l'individu redevient normal, mais possède un tube digestif renouvelé par un phénomène de *réjuvenescence*. Notons enfin que la complication de structure augmente encore par le fait que le bourgeonnement peut commencer sur les bourgeons avant qu'ils se soient séparés du parent.

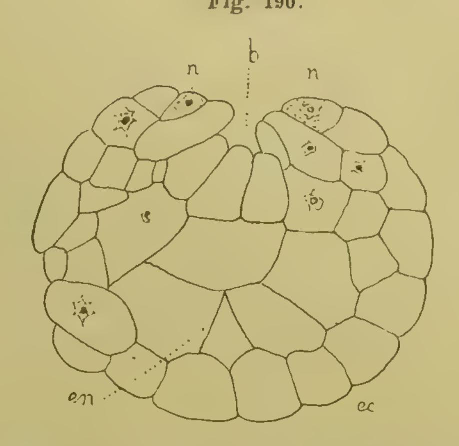
térique. Dans la formation de la *corde* et du mésoderme, il n'y a plus trace de diverticule communiquant avec la cavité digestive. Le *mésoderme*

Fig. 189.

Coupe d'un embryon de *Distaplia magnilarva* au stade gastrula, passant par le blastopore (d'ap. Davidov).

b., blastopore ; **ec.**, ectoderme ; **en.**, endoderme ; **n.**, anneau nerveux.

Fig. 190.



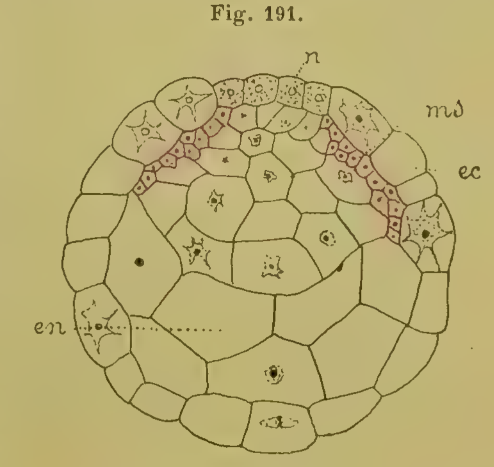
Coupe d'un embryon de *Distaplia magnilarva* avant la fermeture du blastopore (d'ap. Davidov).

b., blastopore ; **ec.**, ectoderme. **en.**, endoderme ; **n.**, anneau nerveux.

(fig. 191, *ms.*) se délamine de l'endoderme aux deux côtés du blastopore et de là envahit tout le corps. La cavité digestive se forme secondairement par écartement des cellules dans la portion supéro-dorsale de la masse endodermique ; la portion inférieure de cette masse se sépare pour former la corde sans s'être jamais creusée, et une plaque épaisse de cellules se sépare ventralement de sa partie supérieure pour se joindre aux éléments mésenchymateux.

Le *système nerveux* présente aussi dans sa formation quelques particularités remarquables. La vésicule sensitive se forme latéralement à droite du neuropore et, au-dessous de ce dernier, émet un prolongement en cœcum qui est l'organe vibratile primitif. Ce cœcum se détache en effet de la vésicule, forme le ganglion nerveux par foisonnement de ses parois, puis s'abouche à la vésicule pharyngienne et devient l'*organe vibratile* définitif. Le *tube digestif* prend naissance d'une manière singulière. La vésicule pharyngienne émet deux larges diverticules latéraux disposés à peu près comme ceux qui, d'après VAN BENEDEN et JULIN, formeraient les vésicules péribranchiales chez la Claveline. Mais ces deux vésicules représentent, la droite l'estomac

Fig. 191.



Coupe d'un embryon de *Distaplia magnilarva* après la fermeture du blastopore et commençant à former son mésoderme (d'ap. Davidov).

ec., ectoderme ; **en.**, endoderme ; **ms.**, mésoderme ; **n.**, lame nerveuse recouvrant le blastopore.

(**46**, *fig*. 5, **est**.), la gauche l'intestin (*int*.). Celle-ci se sépare tout à fait, s'allonge en cylindre et se met ultérieurement en rapport avec le cloaque (**46**, *fig*. 7, *int*.), tandis que la droite reste en rapport avec le pharynx et se met en communication avec l'intestin. Deux invaginations ectodermiques dorsales donnent naissance, comme d'ordinaire, aux deux *vésicules péribranchiales* (**46**, *fig*. 3 à 5, **pbr**.), mais elles se séparent de l'ectoderme, restent pendant quelque temps sans communication soit entre elles soit avec le dehors, puis une nouvelle invagination, impaire, située entre elles, le cloaque, vient les mettre en rapport avec l'extérieur. L'*appareil péri-épicardique* se forme par une paire de cœcums en doigt de gant (**46**, *fig*. 5, **ep. cr**.) qui partent du pharynx au-dessous de l'endostyle et se fusionnent à leur extrémité en une vésicule (**46**, *fig*. 6, **p. cr**.) qui se sépare et devient le *péricarde* (**46**, *fig*. 7, **p. cr**.).

Au niveau de l'étranglement qui sépare le thorax de l'abdomen, se forme du côté ventral un large diverticule ectodermique terminé par trois prolongements (**46**, *fig*. 6 et 7, **p**.), au sommet de chacun desquels se trouve une sorte de petite ventouse au centre de laquelle s'élève une petite papille à laquelle se rend un filet nerveux, ce qui autorise à penser qu'elle sert d'organe tactile pour renseigner la larve sur la nature du support auquel elle va se fixer. C'est l'équivalent des *papilles adhésives* du type des *Ascidiæ*. C'est par là que la larve se fixe. Il ne faut pas confondre cet appareil avec les *prolongements ectodermiques* (**46**, *fig*. 7, **pr**.) qui peuvent se montrer au-dessous du précédent. Ces derniers ont, suivant les genres et les espèces, un développement très variables : tantôt ils manquent, tantôt ce sont quelques petits mamelons obtus, tantôt enfin ils forment une couronne plus ou moins développée de hautes papilles claviformes. On les avait pris pour des bourgeons, puis pour des organes respiratoires; ils paraissent n'avoir d'autre fonction que de nourrir la tunique et, de fait, leur développement est en rapport avec l'épaisseur de celle-ci. Ce sont les équivalents chez la larve des prolongements tunicaux de l'adulte, et nous savons et verrons encore combien est variable le développement de ces derniers.

GENRES

Didemnum (Savigny) (**46**, *fig. 1* et fig. 192). C'est à peu près notre type morphologique. Notons comme caractères génériques que les colonies sont d'ordinaire assez épaisses, que la branchie a trois rangées de trémas et que les tentacules sont au nombre de huit. Il n'y a pas de languettes cloacales. Le canal différent est enroulé en spirale autour du testicule (Presque toutes les mers).

Fig. 192.



Spicule de *Didemnum cereum* (d'ap. Giard).

Ce genre est le type d'un petit groupe auquel HERDMAN réduit les Didemnidés et que l'on peut admettre à titre de famille des DIDEMNINÆ [*Didemnidæ* (Giard)]. Les autres genres de cette famille sont les suivants :

Trididemnum (Della Valle) ne paraît pas différer du précédent par des caractères de valeur générique (Méditerranée);

Didemnoides (Von Drasche) en diffère par ses rangées de stigmates au nombre de 4 (Méditerranée et Europe occidentale);

Sarcodidemnoides (Oka et Willey) diffère du précédent par ses cloaques placés au sommet de lobes obtus et d'où part un système compliqué de canaux tunicaux aboutissant aux ascidiozoïdes non disposés en cœnobies régulières (Japon).

Leptoclinum (H. Milne-Edwards) (fig. 193) a aussi quatre rangées de trémas, mais en outre son cloaque est plus élevé et a son orifice beaucoup plus rapproché du siphon buccal; il possède une languette cloacale et ses colonies sont ordinairement minces et coriaces (Presque toutes les mers);

Fig. 193.

Leptoclinum perforatum (d'ap. Giard).

Fig. 194.

Testicule de *Polysyncraton paradoxum* (d'ap. Nott).
c.d., canal déférent.

Tetradidemnum (Della Valle) n'en diffère pas par des caractères de valeur générique (Méditerranée);

Lissoclinum (Verrill) est un genre voisin insuffisament décrit (Amérique du Nord).

Polysyncraton (Nott) a plutôt les caractères d'un *Diplosoma* (Voir ci-dessous) mais son testicule a sept vésicules spermatiques avec un canal déférent contourné en spirale à son origine fig. 194) (Nouvelle-Zélande).

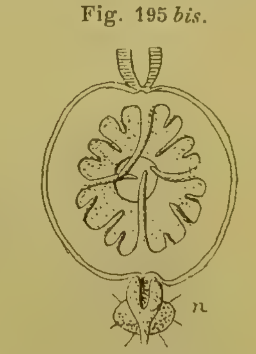
Eucœlium (Savigny) est caractérisé par six rangées de trémas (Méditerranée et mer Rouge).

Diplosoma (Macdonald) (fig. 194 et 195) forme des croûtes minces et transparentes, sans spicules calcaires dans la tunique; sa branchie a quatre rangées de trémas; son testicule a deux lobes égaux et semble double, et le canal déférent se détache immédiatement du testicule sans s'enrouler autour de lui, au départ, en spirale [1] (Méditerranée, Atlantique, Pacifique, Australie).

Fig. 195.

Diplosoma Listeri. Coupe d'un cormus (d'ap. Lahille).
cl., orifice de la cavité cloacale commune.

Fig. 195 *bis.*



Diplosoma Listeri. Couronne tentaculaire (d'ap. Lahille).

HERDMAN en fait le type d'un groupe de valeur égale aux Didemnidés et que nous acceptons comme simple famille, celle des *DIPLOSOMINÆ* [*Diplosomidæ* (Giard)]. NOTT [91] propose de réunir en une famille nouvelle [*Oligosomidæ* (Nott)] les deux familles des *Diplosominæ* et des *Didemninæ* en laissant à part le genre *Eucœlium* auquel il trouve des caractères spéciaux.

---

[1] Chez certaines espèces (*D. Listeri*), la constitution de la colonie est remarquable et mérite d'être décrite. Elle est encroûtante et les ascidiozoïdes mesurent à peu près la moitié de son épaisseur. Les canaux cloacaux ont pris un développement si considérable qu'ils ont réduit la tunique commune à deux lames minces, une basilaire fixée et une superficielle où s'ouvrent les bouches irrégulièrement distribuées des ascidiozoïdes. Tout l'espace interposé est réduit à une vaste cavité commune s'ouvrant au dehors par les cloaques et dans laquelle sont plongés les corps des ascidiozoïdes. Ceux-ci ne sont cependant point à nu dans cette

La famille des *Diplosominæ* contient en outre les quelques formes suivantes :

Brevistellium (Jourdain), | *Astellium* (Giard) (fig. 198),

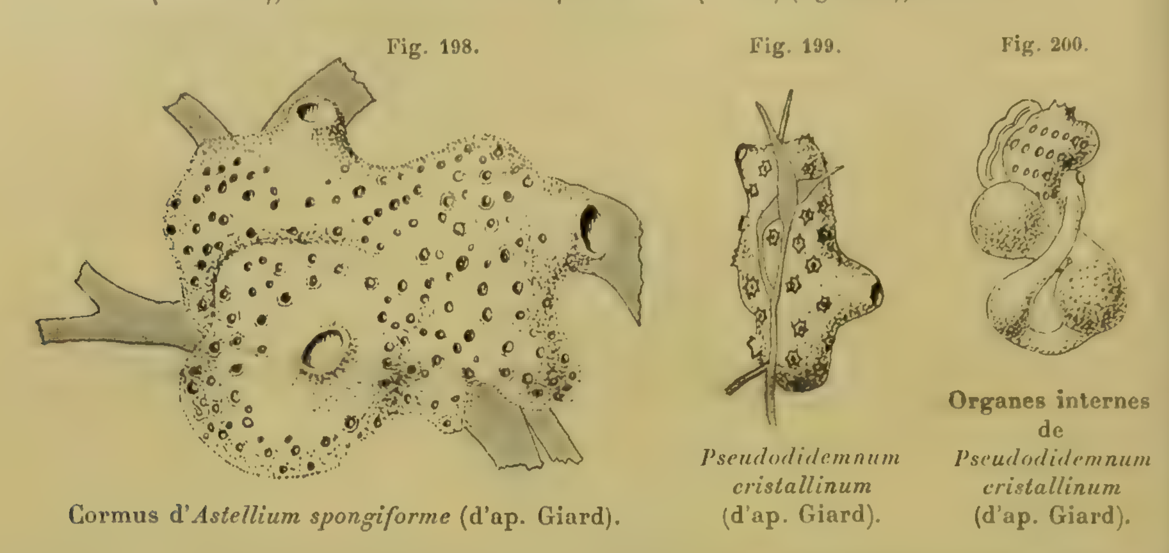


Fig. 198. Cormus d'*Astellium spongiforme* (d'ap. Giard).

Fig. 199. *Pseudodidemnum cristallinum* (d'ap. Giard).

Fig. 200. Organes internes de *Pseudodidemnum cristallinum* (d'ap. Giard).

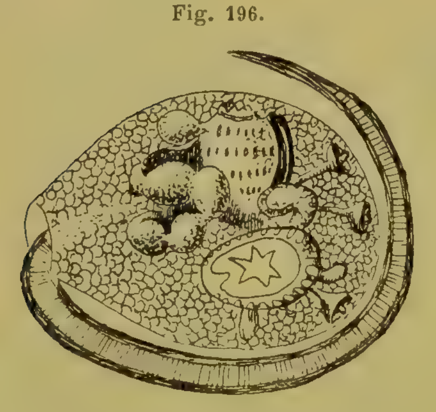
Pseudodidemnum (Giard) (fig. 199 et 200), toutes définies par des caractères trop insuffisants pour pouvoir être admis ;

---

cavité : ils sont revêtus d'une mince couche de substance tunicale qui s'attache directement en haut à la lame tunicale supérieure et se joint en bas à la lame inférieure par un étroit pédicule de même substance. Les cloaques individuels percent cette couche et s'ouvrent dans la cavité commune. Giard considère cette disposition comme primitive, palingénétique et la caractérise par la dénomination de *Prosynascum*, opinion contredite par Herdman et Seeliger qui considèrent cette disposition comme dépourvue de toute signification importante.

Chez *Diplosoma*, le développement (fig. 196 et 197) présente certaines particularités très curieuses que nous ne pouvons passer sous silence. Il commence comme dans le type des *Didemnidæ*, mais, au moment de la formation des organes, on voit une partie d'entre eux, ceux du thorax, fournir deux rudiments et donner naissance finalement à une larve qui a deux corps, un dorsal et un ventral, pour une seule queue. La vésicule endodermique se divise comme d'ordinaire en trois, une médiane et deux latérales, puis chacune des deux latérales se divise encore en deux autres, une dorsale et une ventrale, par un plan coronal, et enfin, les deux de droite se divisent en quatre par une constriction transversale ; mais toutes ces divisions sont d'abord incomplètes, et les six vésicules latérales communiquent toutes avec la vésicule centrale indivise. Nous ne pouvons pas entrer ici dans le détail des phénomènes embryogéniques ; disons seulement que :

Fig. 196.



Larve de *Diplosoma Listéri* au commencement de l'éclosion (d'ap. Lahille).

Fig. 197.

Diplosoma Listeri. Position du tractus nerveux destiné à fournir le système nerveux d'un second individu (d'ap. Salensky).

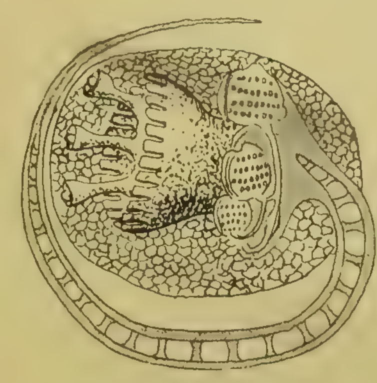
e., ectoderme ; **n.**, vésicule nerveuse ; **p.**, prolongement nerveux destiné au deuxième individu.

La vésicule centrale forme la branchie de l'individu dorsal ou principal ;

Diplosomoides (Herdman) (fig. 201) différant de *Diplosoma* par l'absence de spicules dans la tunique qui, en outre, est opaque (Méditerranée).

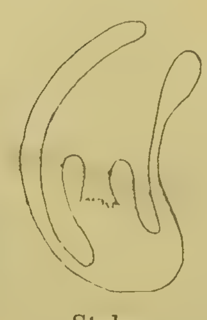
Cœlocormus (Herdman) (fig. 202) forme des colonies massives, non fixées, creuses à l'intérieur et fortement concaves en dessus; la tunique est molle et semée de spicules calcaires. Les ascidiozoïdes ont la bouche à cinq lobes, l'abdomen non séparé du thorax par une constriction, les trémas branchiaux longs et étroits, le testicule multilobé avec canal déférent non contourné en spirale (Atlantique sud par 600 brasses).

Fig. 201.



Larve de *Diplosomoides Lacazii* au moment de l'éclosion (d'ap. Lahille).

Fig. 202.



Stolon d'une colonie de *Cœlocormus Huxleyi*. Schéma (d'ap. Herdman).

Herdman fait de cet unique genre, contenant une seule espèce, le type d'un groupe de valeur égale aux Didemnidés et que nous accepterons seulement comme famille, celle des Cœlocorminæ [*Cœlocormidæ* Herdman)].

La vésicule antéro-supérieure droite forme la branchie de l'individu ventral ou accessoire;

La vésicule postéro-supérieure forme un canal de communication entre les branchies des deux individus;

La vésicule postéro-inférieure droite forme l'estomac de l'individu dorsal;

La vésicule antéro-inférieure droite forme l'estomac de l'individu ventral;

La vésicule postérieure gauche forme l'intestin de l'individu dorsal;

La vésicule antérieure gauche forme l'intestin de l'individu ventral.

Il se forme aussi deux paires d'invaginations cloacales, une dorsale à la place ordinaire, pour l'individu principal, une ventrale pour l'individu accessoire.

Chaque sac branchial émet une paire de tubes épicardiques qui descendent le long de l'estomac, se soudent au bout, de manière à former une sorte d'U dont la portion médiane se sépare pour former un sac péricardique qui, par invagination, donne le cœur suivant le processus habituel.

Le système nerveux de l'individu accessoire provient du tube nerveux de l'individu principal. Ce dernier envoie, au-dessous de la vésicule sensitive, un tractus nerveux (fig. 197, *p.*) qui naît du bord droit, se porte à droite, vers l'individu ventral et forme son système nerveux avec les organes qui en dépendent, ganglion et organe vibratile, mais pas de vésicule sensitive, en sorte que l'individu accessoire en est dépourvu. Mais le cœur, ici d'origine mésodermique, reste unique ainsi que tous les organes de la queue.

Ces bizarreries deviennent un peu moins étranges si l'on considère cette larve, non comme un oozoïte monstrueux à corps double, mais comme une larve simple qui donne un blastozoïte avant même d'être entièrement développée en oozoïte, et cela, par un mélange de divisions et de bourgeonnements. L'absence de queue chez le blastozoïte est alors toute naturelle. Cependant, dans une note toute récente, Pizon [98], se fondant sur le fait que les deux individus jumeaux traversent synchroniquement les mêmes stades de développement et sur le fait qu'ils bourgeonnent simultanément, considère la larve double comme résultant de la division incomplète de la cavité entérique primitive d'une larve simple. Bien entendu, dans la colonie adulte, il ne reste aucune trace de tout cela et les *Diplosoma* ont le corps aussi un et simple que les autres Didemnidés.

2e Tribu

DISTOMINES. — *DISTOMINA*

[*Distominæ* (Lahille); — *Ascidiæ glomeratæ p. p.* (Giard)]

TYPE MORPHOLOGIQUE
(Pl. 47)

Les caractères anatomiques de l'ascidiozoïde (**47**, *fig. 2*) ne diffèrent que fort peu de ceux de la première tribu. La branchie a souvent plus de trois rangées horizontales de trémas; il y en a ordinairement au moins quatre et parfois jusqu'à vingt. Les trabécules pariéto-branchiaux ne sont plus toujours absents: il s'en établit d'ordinaire un petit nombre (**47**, *fig. 1*, *tr.*), soit une paire dorso-ventrale et une paire latéro-ventrale, traversés comme toujours par un sinus sanguin. Enfin, le testicule (**47**, *fig. 2*, *test.*) est multilobé et le spermiducte en part directement sans former cet enroulement spiral si fréquent dans la tribu précédente. Il y a ordinairement des prolongements radicoïdes ventraux ramifiés (**47**, *fig. 2* et *3*, *r.*). Mais le caractère le plus remarquable est une forte tendance des ascidiozoïdes à se séparer les uns des autres, en sorte que les cloaques communs (**47**, *fig. 2*, *cl. c.*) (conservés seulement dans le genre *Distaplia*) disparaissent et que les deux orifices de chaque Ascidiozoïde débouchent isolément à la surface. On observe cependant parfois, comme transition vers la disposition ordinaire, une tendance des orifices cloacaux à se grouper vers un point central où la tunique forme une petite dépression.

GENRES

Distaplia (Della Valle) (fig. 203). La bouche a six lobes; la branchie présente quatre rangées principales de trémas, tranversales, recoupées par d'étroits sinus transversaux; les prolongements radicoïdes sont bien développés; le cloaque présente un vaste diverticule qui sert de cavité incubatrice. Les ascidiozoïdes sont disposés en systèmes bien nets, groupés autour de vrais cloaques communs avec languettes cloacales, et chaque système forme à la surface de la colonie une saillie distincte (Méditerranée, Atlantique, Océan Indien).

Fig. 203.



Colonie de *Distaplia Vallii* (d'ap. Herdman).

Julinia (Calman) (fig. 204) diffère de *Distaplia* par ses ascidiozoïdes complètement enfouis dans la tunique commune, sans former de saillies à la surface de celle-ci, et surtout par la forme exceptionnelle de la colonie qui est celle d'un long cylindre mesurant plus de deux pieds de long (78cm chez le seul exemplaire connu) sur 15 à 25mm de diamètre. Ce long boudin, qu'on a trouvé flottant mais dont on ne peut assurer s'il est normalement libre ou fixé par une

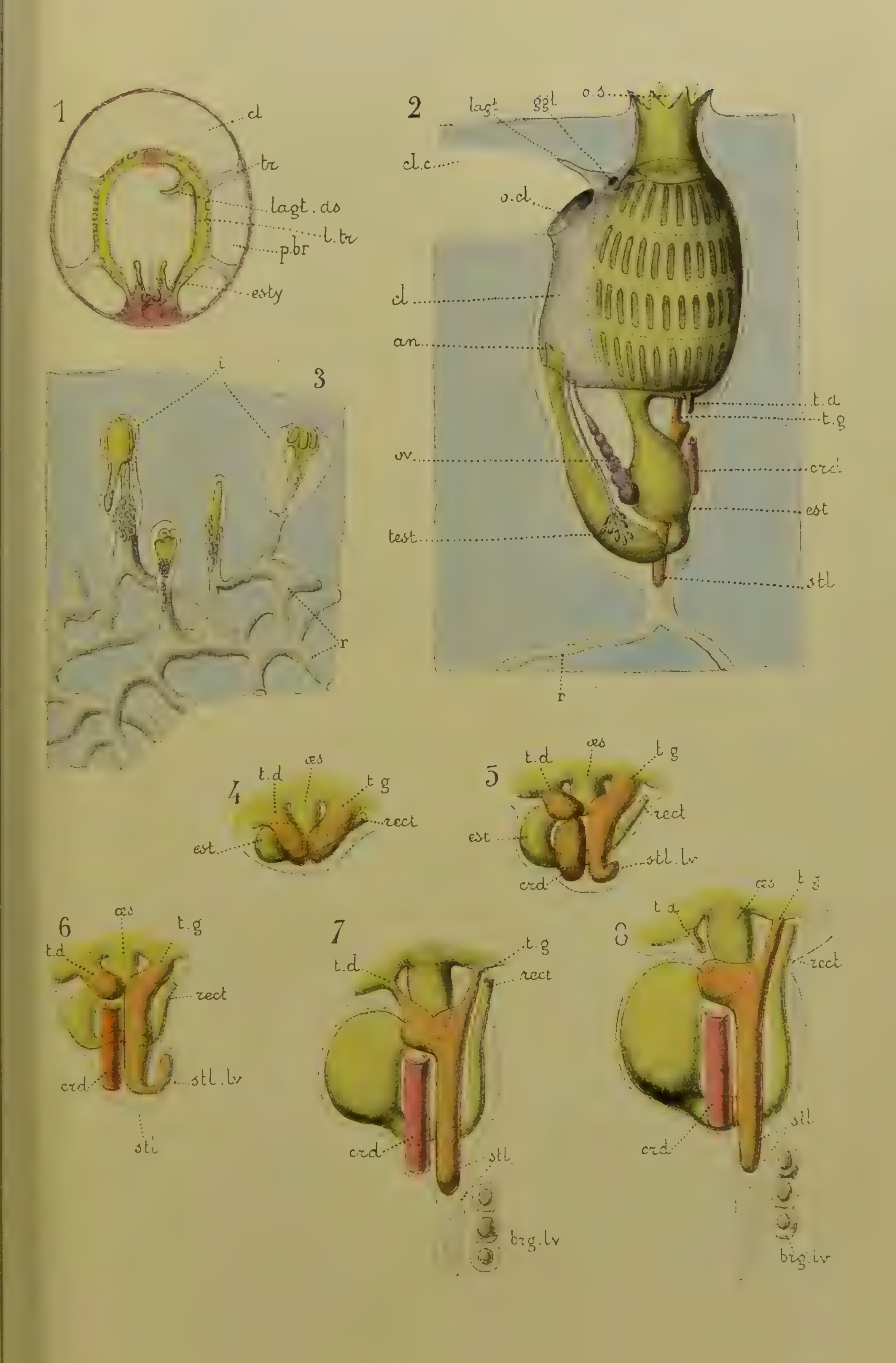


DISTOMINA

(TYPE MORPHOLOGIQUE)

an., anus;
brg., *lv.*, bourgeons larvaires;
cl., cloaque;
cl. c., cloaque commun;
crd., péricarde;
est., estomac;
esty., endostyle;
ggl., ganglion nerveux;
i., individus de la colonie;
lagt., languette cloacale;
lagt. ds., languette dorsale de la branchie;
l. tr., lames transversales de la branchie;
o. cl., orifice cloacal;
œs., œsophage;
o. s., orifice du siphon;
ov., ovaire;
p. br., cavité péribranchiale;
r., rameaux stoloniaux;
rect., rectum;
stl., stolon définitif;
stl. lv., stolon larvaire;
t. d., tube épicardique droit;
test., testicule;
t. g., tube épicardique gauche;
tr., trabécules péribranchiaux.

Fig. 1. Coupe transversale du corps au niveau d'une lame transverse de la branchie (Sch.).
Fig. 2. Organisation générale de l'individu (Sch.).
Fig. 3. Disposition des ramifications de la colonie de *Colella Thompsoni* (d'ap. Herdman).
Fig. 4 à *8.* Stades successifs du développement des tubes épicardiques de *Distaplia* (d'ap. Julin).
Fig. 4. Début du développement des deux tubes épicardiques.
Fig. 5. Formation du péricarde par le tube épicardique droit et du stolon larvaire par le tube gauche.
Fig. 6. Isolement du péricarde et apparition du stolon définitif.
Fig. 7. Les bourgeons larvaires se sont séparés et les deux tubes épicardiques se sont soudés pour former le *sac épicardique*.
Fig. 8. Les mêmes phénomènes que dans la figure précédente s'accentuent et le tube épicardique droit se détache du sac épicardique.


1
cl
tr
lagt. ds
l. tr
p.br
esty
2
lagt
ggl
o.s
cl.c
o.cl
cl
an
t.d
t.g
ov
crd
est
test
stl
r
3
i
r
4
t.d
œs
t g
rect
est
5
t.d
œs
t g
rect
est
stl. lv
crd
6
œs
t.g
t.d
rect
crd
stl. lv
stl
7
t.g
t.d
rect
crd
stl
bzg. lv
8
œs
t d
rect
crd
stl
bzg. lv

extrémité, est de couleur orangée; les ascidiozoïdes y sont distribués en systèmes ovales ou arrondis par 6 à 12 autour de cloaques communs (Océan Antarctique).

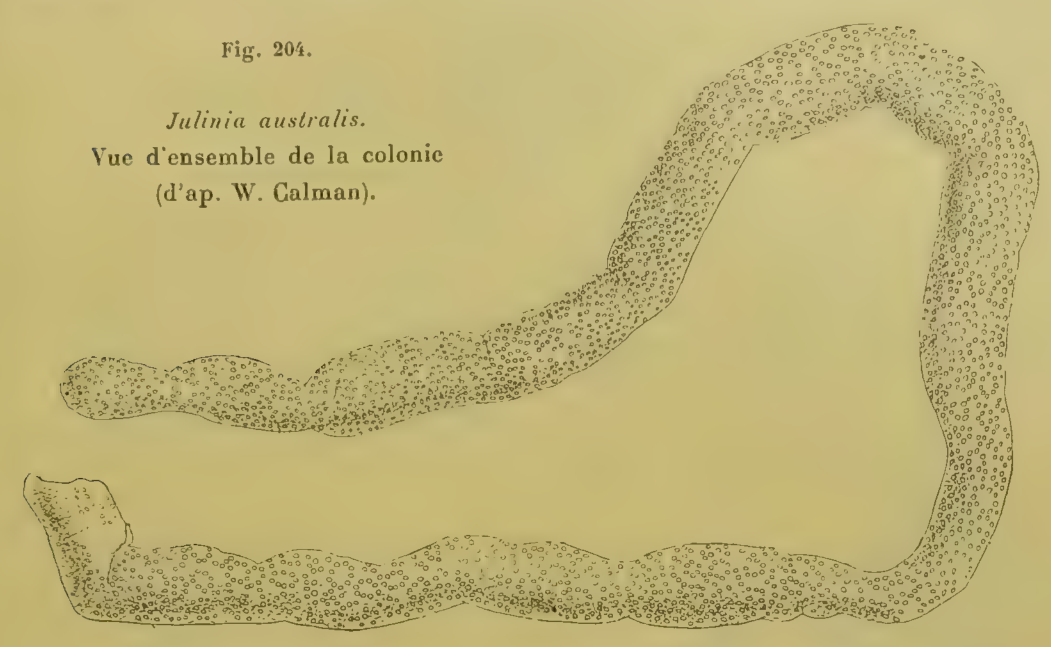


Fig. 204.

Julinia australis.
Vue d'ensemble de la colonie
(d'ap. W. Calman).

Distoma (Gärtner, Savigny). Bouche et orifice cloacal à six lobes s'ouvrant côte à côte à la surface sans cloaques communs; branchie pourvue de trois à vingt ou plus rangées de trémas; corps souvent étranglé entre le thorax et l'abdomen; pas de spicules dans la tunique ([1]) (Méditerranée, Europe occidentale, détroit de Torrès).

A *Distoma* se rattachent les genres suivants conformés comme lui, sauf les différences ci-dessous signalées :

Heterotrema (Fiedler) qui en diffère par son orifice cloacal non lobé, muni d'une languette trifide, et ses systèmes disposés en polygones irréguliers (Ceylan);

Cystodites (von Drasche) qui est surtout caractérisé par sa tunique cartilagineuse, bourrée de spicules calcaires discoïdes qui sont groupés autour de l'abdomen de chaque ascidiozoïde, de manière à lui former une sorte de capsule (Méditerranée, Atlantique, Océan Indien).

Colella (Herdman) (fig. 205) muni d'une poche incubatrice comme *Distaplia*

Fig. 205.



Colonie de
Colella Murrayi
(d'ap. Herdman).

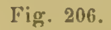
([1]) Le bourgeonnement (47, *fig. 4* à *8*), récemment étudié par Julin, rappelle plutôt celui des Polyclinidés que celui des Didemnidés, mais avec certains caractères particuliers. Chez la larve, il se forme, symétriquement à droite et à gauche, entre l'endostyle et l'orifice œsophagien une paire de diverticules (47, *fig. 4*, *t. d.* et *t. g.*) pharyngiens représentant le premier rudiment des tubes épicardiques, que l'auteur appelle *tubes procardiques*. Le tube droit détache en bas une vésicule péricardique (47, *fig. 5*, *crd.*) qui formera à son tour le cœur (47, *fig. 6*, *crd.*); le gauche s'allonge, se recourbe en avant, refoule l'épiderme et détermine ainsi un stolon ventral (*stl. lv.*) semblable à celui des Salpes. Ce stolon donne trois bourgeons larvaires (47, *fig. 7*, *brg. lv.*), mais qui semblent se détruire et être histolysés. Après la disparition de ce stolon larvaire les deux tubes procardiques se fusionnent en un *sac épicardique* qui, à droite, perd ses connexions avec le pharynx (47, *fig. 8*, *t. d.*), tandis qu'à gauche il s'allonge en un long tube qui refoule devant lui l'abdomen et détermine un stolon définitif (*stl*), bifurqué au bout, comparable à celui des Polyclinidés, mais ne contenant pas le cœur.

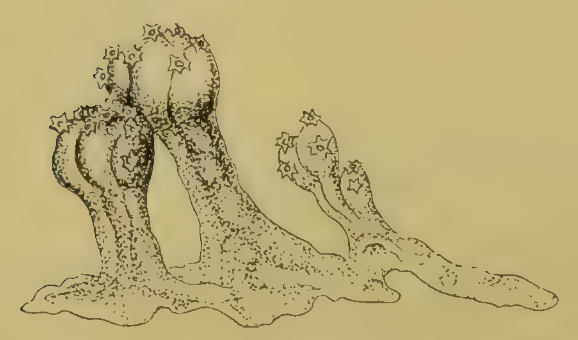
et pourvu d'un long appendice radicoïde qui prolonge inférieurement l'abdomen (Océans de l'hémisphère sud);

Oxycorynia (Von Drasche) dépourvu de poche incubatrice et formant des colonies claviformes dont le pédoncule est traversé par les longs appendices radicoïdes des ascidiozoïdes (Carolines);

Chondrostachys (Macdonald) différant du précédent principalement par le fait que les ascidiozoïdes font fortement saillie hors de la tunique commune (Australie, détroit de Bass).

Archidistoma (Garstang) (fig. 206 et 207) est un genre très remarquable qu'il serait presque aussi légitime de placer à côté de *Stereoclavella* ou de *Diazona* dans les *Clavelinidæ*, auxquelles en tout cas il rattache les *Didemnidæ*. Les individus se dressent sur lame basilaire encroûtante où serpentent les stolons qui donnent naissance aux nouveaux bourgeons. Quelques-uns


Fig. 206.



Archidistoma aggregatum. (d'ap. Garstang).

Fig. 207.



Archidistoma aggregatum. Groupe d'individus dont les orifices cloacaux ont une tendance à se grouper autour d'un centre comme pour un cloaque commun (d'ap. Garstang).

sont isolés; la plupart sont réunis par petits groupes fusionnés, tout le long de leur pédoncule et à peu près jusqu'à mi-corps, en une masse claviforme. Cette masse est formée par les corps dont la partie supérieure, libre, porte deux orifices à six lobes. Les cloaques ne sont pas fusionnés, mais ont tendance à se tourner vers un point central commun. La colonie est couverte de grains de sable et d'autres grains se trouvent dans les plans de fusion des tuniques particulières dans la tunique commune, ce qui prouve que cette fusion s'est faite secondairement. Trois rangs de trémas à la branchie. Il y a dans ces divers caractères l'indication d'une constitution très primitive qui légitime le nom donné à ce genre (Environs de Plymouth).

3e Sous-Ordre

BOTRYLLIDÉS. — *BOTRYLLIDÆ*

[Botrylliens (H. Milne-Edwards); — *Botryllidæ* (Giard *p. p.*); *Ascidiæ catenatæ p. p.* (Giard)]

TYPE MORPHOLOGIQUE
(Pl. 48 et fig. 208 a 214)

Nous pouvons prendre pour type le genre *Botryllus*.

Anatomie. — Le corps n'est plus ici composé de régions distinctes; il n'y a ni postabdomen ni abdomen, les viscères se plaçant sur les côtés de la partie inférieure du sac branchial; la forme devient ainsi simplement ovoïde (**48**, *fig. 1*). En outre, les ascidiozoïdes ne sont plus implantés verticalement dans la tunique commune, mais couchés presque à plat, le dos en haut; il en résulte que la colonie peut être fort mince, réduite à un millimètre d'épaisseur (1). Les orifices cloacaux convergent vers les cloaques communs autour duquel les ascidiozoïdes sont rangés en cœnobies régulières normalement circulaires (fig. 208, *A*), mais pouvant s'allonger en ellipses ou subir des déformations variées (2) (fig. 208, *B* à *E*). Les cloaques individuels (**48**, *fig. 1*, *cl.*) débouchent directement dans le cloaque commun (*cl. c.*) et il n'y a pas ici de longues galeries tunicales allant de ceux-ci à celui-là. Il en résulte que les membres du système sont plus serrés les uns contre les autres. Néanmoins, la longueur de la face dorsale étant assez grande, les bouches forment autour du cloaque commun un cercle assez étendu. Chaque individu porte une languette cloacale bien développée qui fait saillie en dedans du cloaque commun et donne à celui-ci une forme étoilée.

Fig. 208.

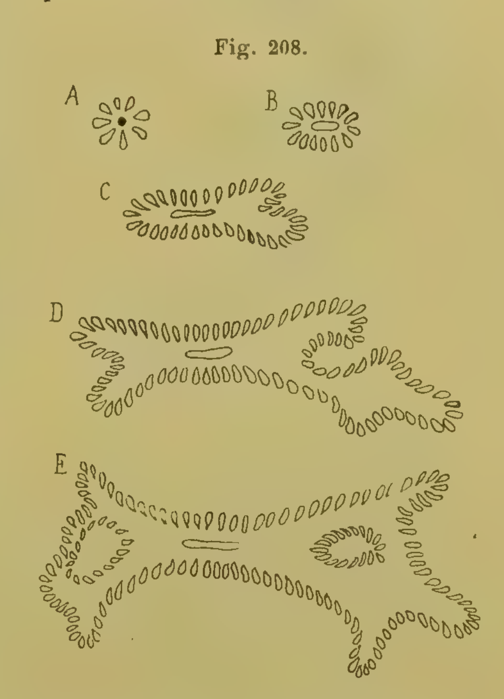


Schéma montrant les transformations dans l'arrangement des ascidiozoïdes autour du cloaque commun pendant l'accroissement de la cœnobie (d'ap. Herdman).

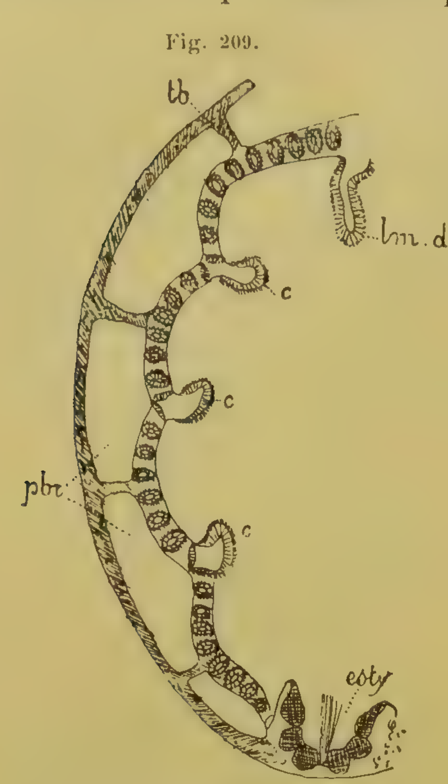
La *bouche* (**48**, *fig. 1*, *o. s.*) est en général non lobée; au fond du siphon branchial très court, est un cercle de huit (4 à 16) *tentacules* non ramifiés dont quatre grands alternant avec quatre petits.

(1) Mais rien ne l'empêche de devenir épaisse comme dans les sous-ordres précédents, et il en existe qui atteignent 4 et 5 centimètres d'épaisseur.

(2) Les schémas ci-contre (fig. 208) montrent comment les cœnobies peuvent devenir elliptiques, allongées et même donner naissance à de petits îlots inclus dans le grand et formés d'individus orientés, la bouche les uns vers les autres et le cloaque vers le dehors.

La *branchie* a, comme le corps qu'elle occupe presque tout entier, son axe longitudinal courbe, concave vers le dos. Elle présente une douzaine de rangées transversales comprenant de chaque côté une vingtaine (10 à 30) de trémas, séparées par des *sinus transversaux*, et, en outre, ce qui n'existait pas dans les genres précédents, des *sinus longitudinaux* au nombre de trois de chaque côté, saillants à l'intérieur de la branchie (**48**, *fig. 1* et fig. 209, *c.*). L'endostyle et les gouttières péricoronale et ventrale ne présentent rien de particulier; mais, au bord dorsal, au lieu des languettes des types précédents, il y a une *lamelle dorsale* continue (**48**, *fig. 2*, *lm. drs.*). Il existe des *trabécules vasculaires pariéto-branchiaux* (*tb.*) formant quatre rangées qui alternent avec les sinus longitudinaux. Le *cloaque* occupe toute la longueur du bord dorsal du corps (**48**, *fig. 1*, *cl.*). Il conduit dans deux *cavités péribranchiales* qui règnent sur toute la hauteur de la branchie et s'étendent par conséquent autour du tube digestif et des organes génitaux. Rappelons la forte *languette cloacale* décrite plus haut. Le *tube digestif* est situé au côté gauche de la partie inférieure de la branchie. Seul l'*œsophage*, qui part comme d'ordinaire du fond de la branchie à l'opposé de l'endostyle, est situé sous son bord inférieur. Il se porte ainsi en avant, à peu près sur la *ligne médiane* et arrive à un estomac (*est.*) fortement cannelé qui continue sa direction mais remonte sur la face gauche de la branchie; du pylore part un intestin qui, presque aussitôt, se recourbe en haut, puis en arrière, et aboutit enfin au cloaque. Au pylore, immédiatement au delà de la *glande pylorique* disposée comme à l'ordinaire, se trouve un petit *cœcum pylorique* qui contient un diverticule de la cavité intérieure.

Fig. 209.



Polycyclus violaceus.
Coupe transversale de la moitié de la branchie d'un blastozoïte (d'ap. Lahille).

c., **c.**, côtes longitudinales de la branchie contenant les sinus longitudinaux; **esty.**, endostyle; **lm. d.**, lamelle dorsale; **pbr.**, cavité péribranchiale; **tb.**, trabécules pariéto-branchiaux.

L'*appareil circulatoire* est plus parfait que dans les deux types précédents. Le *cœur* (**48**, *fig. 1*, *crd.*), constitué comme d'ordinaire et placé sous le fond du sac branchial, est en effet directement en rapport d'un côté avec le *sinus sous-endostylaire*, de l'autre avec un grand sinus *sous-viscéral* qui serpente sur le tube digestif. De là, le sang va, comme d'ordinaire, au sinus dorsal et la circulation s'achève comme dans le type morphologique des *Ascidiæ*.

Rappelons que la branchie présente trois paires de *sinus longitudinaux*.



Pl. 48.

BOTRYLLIDÆ

(TYPE MORPHOLOGIQUE)

ap., appendices claviformes;
ann. v., anneau vasculaire de la colonie;
br., branchie;
brg., bourgeon;
cl., cloaque individuel;
cl. c., cloaque commun de la colonie;
crd., cœur;
ect., ectoderme;
est., estomac;
end., endoderme;
esty., endostyle;
fll., cellules mésodermiques devant former le follicule;
fll. ex., follicule externe;
fll., i., follicule interne;
gl., glande nervienne;
lm., drs., lame dorsale de la branchie;
n., système nerveux;
ny., noyau;
o. cl., orifice d'un cloaque individuel;
o. cl. c., orifice du cloaque commun;
o. d., orifice de sortie du follicule ovarien dans la cavité péribranchiale;
œ., œuf;
o. pr., orifice provisoire permettant la fécondation;
o. s., orifice du siphon buccal;
ov., ovaire;
pbr., paroi péribranchiale;
pcrd., péricarde;
ph., pharynx;
pr. ect., prolongements ectodermiques;
sp., spermatozoïde;
t. b., trabécules pariéto-branchiaux;
test., testicule;
t. d., tube digestif;
tta., cellules du testa;
t. v., tube vibratile;
v. i., vaisseau venant du sinus intestinal;
v. s., vaisseau venant du sinus sous-endostylaire.

Fig. 1. Coupe transversale d'une cœnobie de Botryllidæ (Sch.).
Sur l'individu situé à gauche de la figure, la branchie a été laissée intacte et la cavité péribranchiale droite a été enlevée; sur l'individu de droite la branchie est coupée sagittalement.

Fig. 2. Coupe transversale d'un ascidiozoïde au niveau du pharynx (im. della Valle).

Fig. 3. Ovule commençant à s'entourer de cellules mésodermiques qui formeront le follicule (d'ap. Pizon).

Fig. 4. Ovaire en communication avec la cavité péribranchiale au moment de la fécondation (Sch.).

Fig. 5 à *9.* Stades successifs de la formation de la larve.

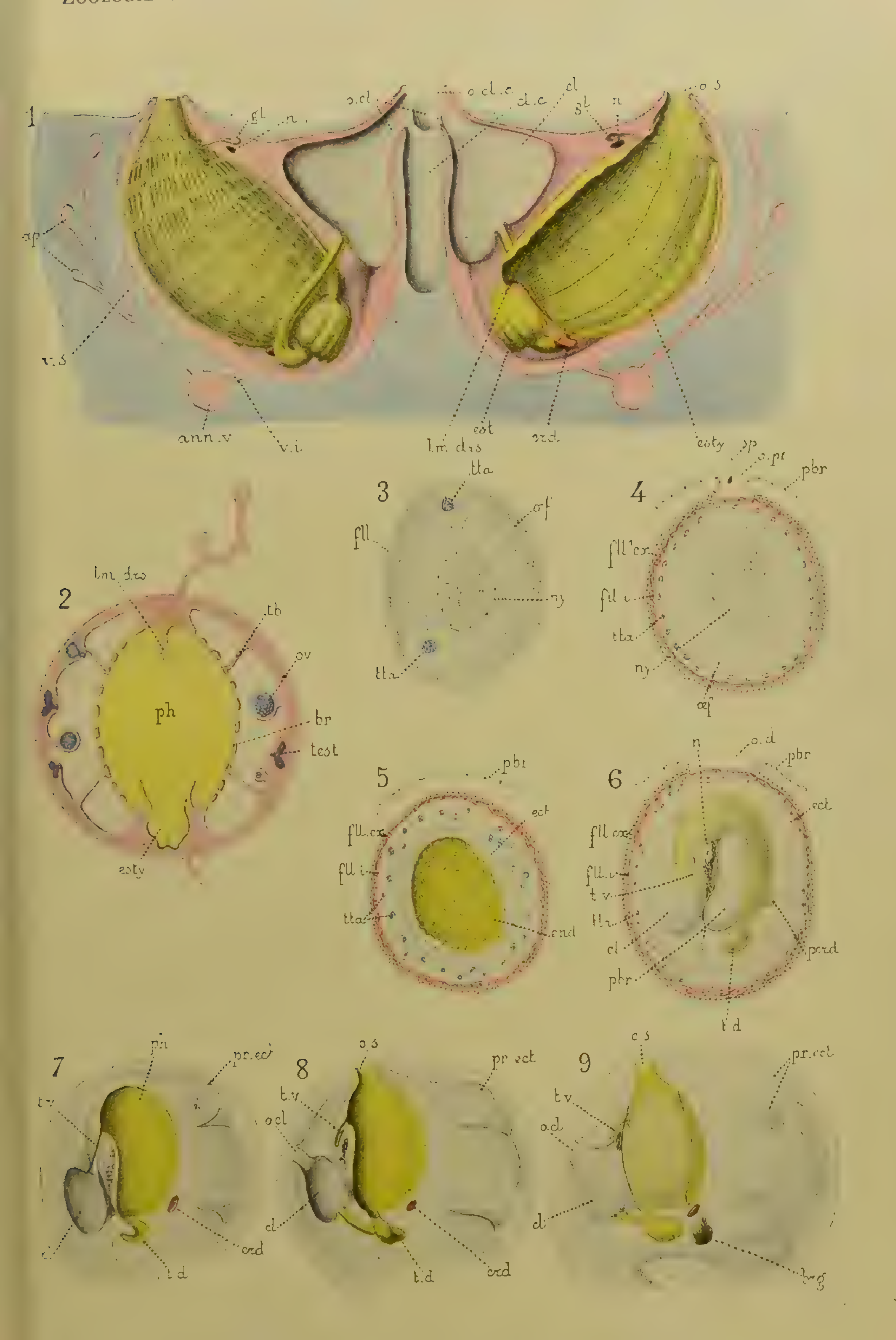
Fig. 5. Segmentation (Sch.).

Fig. 6. Formation des organes internes et du tube vibratile (Sch.).

Fig. 7. Coupe sagittale montrant le tube vibratile débouchant dans le pharynx et les prolongements ectodermiques (Sch.).

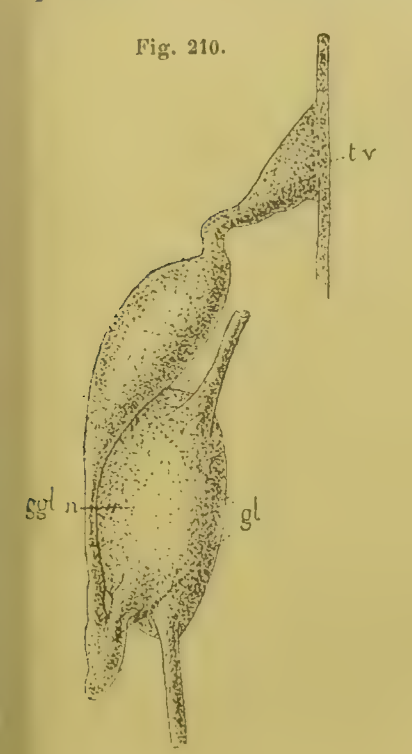
Fig. 8. Coupe sagittale de la larve après la formation des orifices du pharynx et du cloaque et la séparation du tube vibratile d'avec le cloaque (Sch.).

Fig. 9. Larve montrant l'ébauche de bourgeon initial qui formera la cœnobie. (Sch.)


1
2
3
4
5
6
7
8
9
ap
v.s
ann.v
v.i
gl
n
o.cl
o.cl.c
cl.c
cl
o.s
est
l.m. drs
crd
esty
ph
tb
ov
br
test
tta
fll
ny
sp
o.pr
pbr
fll i
ect
end
o.d
t v
t d
pcrd
pr.ect
bg

Le *ganglion nerveux*, la *glande prénervienne* et l'*organe vibratile* présentent ici des rapports tout à fait exceptionnels qui ont été bien observés par Metcalf [95] (fig. 210 à 212). Le tube vibratile portant la glande à son extrémité est placé en arrière du ganglion, tout à fait dorsalement, mais son orifice conserve sa situation habituelle. La glande se fusionne en bas avec le ganglion par l'intermédiaire d'une partie rétrécie en forme de pédoncule.

Fig. 210.



Ganglion nerveux et glande neurale de *Botryllus Gouldii*, vus du côté droit (d'ap. Metcalf).

ggl. n., ganglion nerveux; **gl.**, glande neurale; **t. v.**, tubercule vibratile.

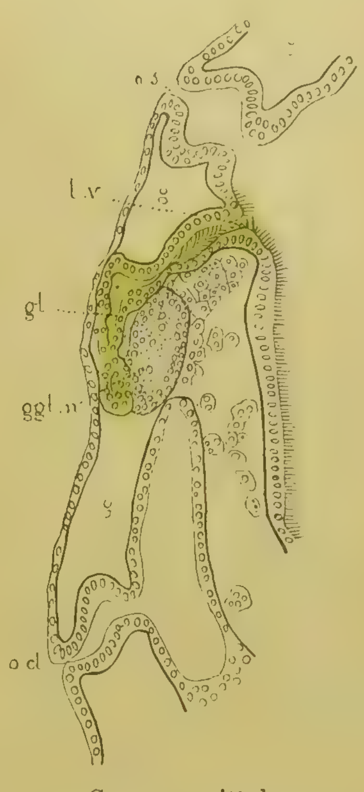
Fig. 211.



Ganglion nerveux et glande neurale de *Botryllus Gouldii*, vus dorsalement (d'ap. Metcalf).

ggl. n., ganglion nerveux; **gl.**, glande neurale; **t. v.**, tubercule vibratile.

Fig. 212.



Coupe sagittale de la région intersiphonale de *Botryllus Gouldii* (d'ap. Metcalf).

ggl. n., ganglion nerveux; **gl.**, glande neurale; **o. cl.**, orifice du cloaque; **o. s.**, orifice du pharynx; **t. v.**, tubercule vibratile.

Les *organes génitaux* sont pairs. On trouve de chaque côté, un peu au-dessus du tube digestif, saillants sur la paroi externe de la cavité péribranchiale, un ovaire (**48**, *fig. 2*, ov.) et des follicules testiculaires (test.). L'*ovaire* est formé d'une masse germinale directement contenue dans les lacunes sanguines. Cette masse est principalement composée d'ovules jeunes à côté desquels se montrent quelques rares œufs développés. Il n'y a pas d'oviducte permanent. Les œufs se mettent en rapport avec la cavité péribranchiale, isolément et temporairement, pendant le temps fort court nécessaire pour donner accès aux spermatozoïdes et permettre la fécondation; ils sont à ce moment entourés d'un follicule épithélial formé par des cellules germinales qui se sont différenciées dans ce sens, en sorte que la cavité générale ne communique à aucun

moment avec le dehors [1]. Les *testicules* situés autour des ovaires sont formés au contraire de follicules indépendants, communiquant d'une manière permanente avec la cavité péribranchiale par un court pédicule percé d'un petit pore. Il n'y a donc pas non plus de spermiducte commun et volumineux comme dans les types précédents.

Chaque cœnobie est entourée d'un canal vasculaire circulaire (**48**, *fig.* 7, *ann. v.*) situé profondément au-dessous du niveau des ascidiozoïdes et appelé le *vaisseau marginal*. De ce vaisseau partent de longs *appendices claviformes* (*ap.*) plus ou moins ramifiés qui montent vers la surface et se terminent sous elle par une extrémité en cœcum. Chaque ascidiozoïde est relié au vaisseau marginal par deux canaux vasculaires partant, l'un (*v. s.*) de son sinus sous-endostylaire vers l'union du tiers supérieur avec le tiers moyen, l'autre (*v. i.*) de son sinus intestinal. Morphologiquement, tout cet appareil n'est qu'un mode spécial et particulièrement compliqué du système des *appendices radicoïdes*. Il s'y joint encore d'autres canaux, mais nous ne pourrons les faire comprendre qu'après avoir décrit le bourgeonnement (Voir page 278 à 280).

Bourgeonnement. — Le bourgeonnement a lieu sans stolon et est quelque peu comparable à celui des Didemnines, avec cette différence qu'il n'y a que le bourgeon thoracique, le tube digestif du bourgeon étant formé par la propre vésicule pharyngienne de celui-ci et non par l'œsophage du parent. Il se forme donc de chaque côté du corps, vers la partie inférieure, un refoulement qui constitue la première ébauche d'un bourgeon (**48**, *fig. 9* et **49**, *fig. 1*, *brg.*) et qui comprend la paroi du corps, le feuillet somatique de la cavité péribranchiale et une cavité centrale qui est un diverticule de la cavité péribranchiale; entre les vésicules ectodermique et péribranchiale incluses l'une dans l'autre (**49**, *fig. 2*) qui constituent ce refoulement, règne un mince espace où le sang du parent a accès et qui est un diverticule de la cavité du corps de celui-ci. Le bourgeon grandit rapidement; la vésicule péribranchiale se divise par deux étranglements parallèles en trois compartiments juxtaposés (**49**, *fig. 3*) : un central (*ph.*) qui représente sa vésicule pharyngienne, et deux latéraux (*pbr.*) qui sont ses cavités péribranchiales. La vésicule pharyngienne sépare d'elle, à sa partie distale, une petite vésicule péricardique (**49**, *fig. 5* et *6*, *pcrd.*) qui formera plus tard le péricarde et le cœur, puis se sépare de la cavité péribranchiale du parent, en

---

[1] Voici comment les choses se passent. Dans l'amas germinal, une cellule grossit pour former un œuf, tandis que les voisines restent petites et se disposent autour de lui en follicule. Mais ce follicule, au lieu de rester simple, comme d'ordinaire, fournit intérieurement des cellules, sortes de calymnocytes qui s'organisent en un *follicule interne* de cellules aplaties, l'ancien à cellules cubiques devenant le *follicule externe*. Quand l'œuf est mûr, le follicule externe se soude à la paroi qui se perce au point de soudure et permet la fécondation. Aussitôt après, les deux parois se referment et s'isolent de nouveau. Quand la larve est prête à éclore, les mêmes phénomènes se reproduisent et la larve sort par l'orifice, en déchirant son follicule interne qui a persisté jusqu'à ce moment.

Pl. 49.

BOTRYLLIDÆ

(TYPE MORPHOLOGIQUE)

(*Suite*).

Bourgeonnement.

an., anus;
br., branchie;
cl., cloaque;
ect., ectoderme;
esty., endostyle;
n., système nerveux;
o. cl., ouverture du cloaque;
o. s., orifice du siphon buccal;
pbr., sacs péribranchiaux;
pcrd., péricarde;
pd., pédicule du bourgeon;
ph., pharynx;
t. d., tube digestif;
tr., tremas de la branchie;
t. v., tube vibratile.

Fig. 1 à 13. Stades successifs du bourgeonnement.

Fig. 1. Formation des bourgeons aux dépends de l'ectoderme et de la paroi péribranchiale somatique d'un ascidiozoïde (Sch.).

Fig. 2. Un bourgeon après l'isolement de sa vésicule endodermique (Sch.).

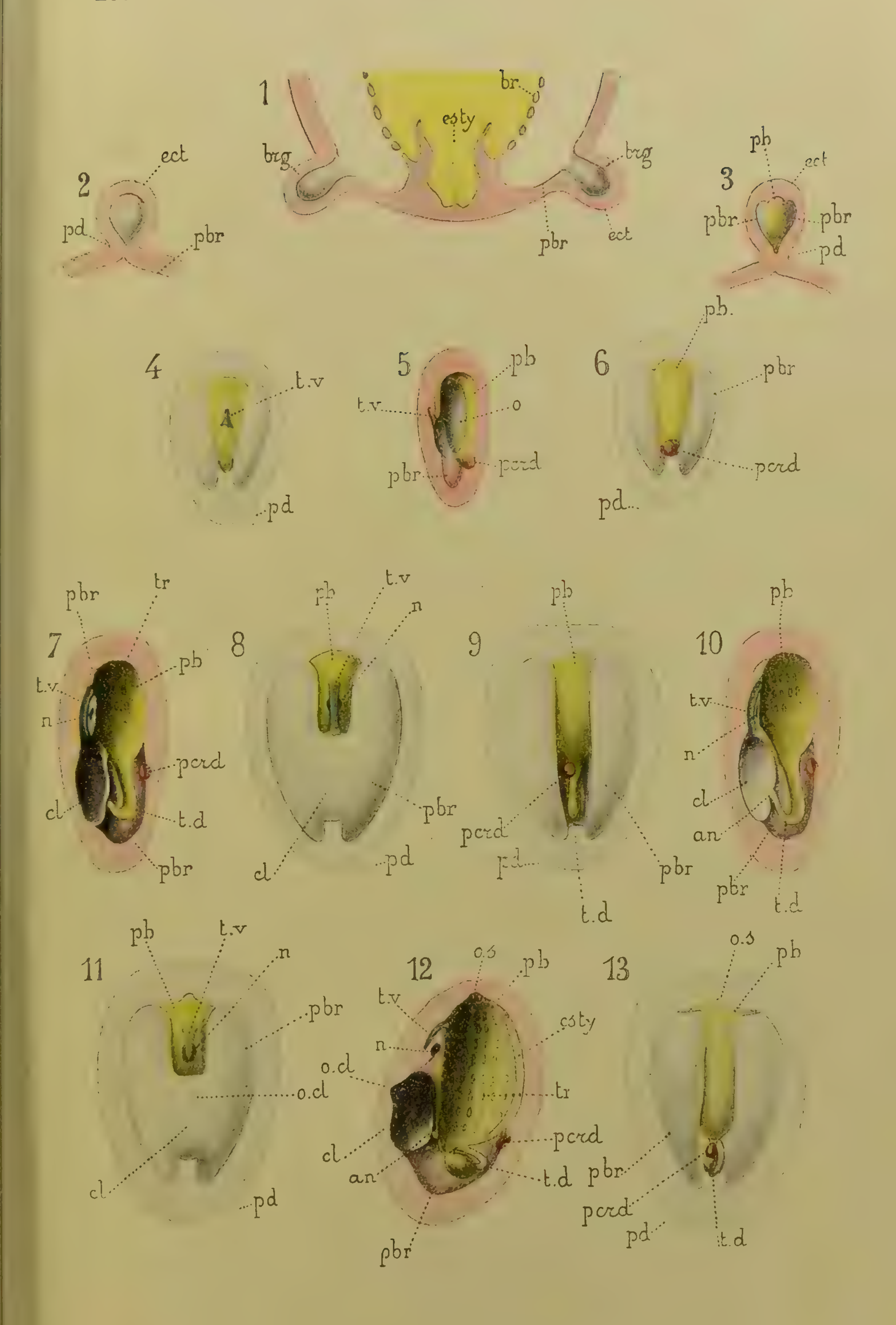
Fig. 3. Division de la vésicule endodermique en trois lobes (Sch.).

Fig. 4, 5 et *6.* Vue dorsale, coupe sagittale et vue ventrale d'un bourgeon au moment de la formation des cavités péribranchiales du tube vibratile et du péricarde (Sch.).

Fig. 7. Coupe sagittale après la formation du cœur et la soudure du tube vibratile au pharynx; simultanément se forment le cloaque et le tube digestif (Sch.).

Fig. 8, 9 et *10.* Vue dorsale, vue ventrale et coupe sagittale après l'isolement du cloaque et la formation de l'anus (Sch.).

Fig. 11, 12 et *13.* Vue dorsale, coupe sagittale et vue ventrale d'un bourgeon au moment de la formation des orifices des siphons et de la séparation du tube vibratile d'avec le cloaque (Sch.).


1
br
esty
brg
brg
pbr
ect
2
ect
pd
pbr
3
pb
ect
pbr
pbr
pd
4
t.v
pd
5
pb
t.v
o
pbr
pcrd
6
pb.
pbr
pcrd
pd
7
pbr
tr
t.v
n
pb
pcrd
cl
t.d
pbr
8
pb
t.v
n
pbr
cl
pd
9
pb
pcrd
pd
pbr
t.d
10
pb
t.v
n
cl
an
pbr
t.d
11
pb
t.v
n
pbr
o.cl
cl
pd
12
o.s
pb
t.v
n
o.cl
csty
tr
pcrd
cl
an
t.d
pbr
13
o.s
pb
pbr
pcrd
pd
t.d

sorte que le bourgeon ne reste attaché à celui-ci que par un pédicule épidermique (*pd.*) qui se rétrécit de plus en plus. Les vésicules péribranchiales se rapprochent l'une de l'autre du côté dorsal, la portion du sac pharyngien qui les sépare encore s'isole de ce sac par étranglement progressif et, restant en communication avec les vésicules péribranchiales, devient le cloaque (**49**, *fig.* 7 et *8, cl.*) (1). Le tube digestif bourgeonne du fond de la vésicule pharyngienne et va s'ouvrir secondairement dans le cloaque (**49**, *fig.* 7, *9* et *10 t. d.*). Par le pédicule du bourgeon, des cellules mésenchymateuses venues du parent pénètrent dans la cavité générale et s'accumulent en deux masses latérales qui sont les rudiments des organes génitaux (2). Enfin, le pharynx donne naissance aux trémas et aux autres organes de sa cavité par les processus habituels (**49**, *fig. 11* à *13*); la bouche et l'orifice cloacal se forment par deux invaginations épidermiques très superficielles dont le fond se perfore, et le bourgeon, maintenant en

---

(1) Les vésicules péribranchiales se prolongent vers le bas en deux portions rétrécies que PIZON appelle les *tubes périviscéraux* et qui, homologues aux tubes péricardiques bien qu'ayant des connexions différentes, s'insinueraient entre les viscères pour constituer entre eux une sorte de cavité péritonéale double, s'ouvrant en haut par chacune de ses moitiés dans la cavité péribranchiale correspondante. Ce ne sont en somme que des prolongements de la cavité péribranchiale.

(2) PIZON, auteur d'un important travail auquel nous empruntons ces descriptions, assigne aux organes de la région nerveuse une origine bien extraordinaire. L'*organe vibratile* se forme par un diverticule de la vésicule pharyngienne né assez bas sur sa face dorsale (**49**, *fig. 4* et *5*, *t. v.*), en un point de la région, qui plus tard deviendra le cloaque; par son extrémité en cul-de-sac tournée en haut, ce diverticule se soude à la paroi pharyngienne et établit pendant quelque temps une communication dérivée entre le cloaque et le pharynx (**49**, *fig.7*, *8* et *10*, *t. v.*); plus tard il se sépare du cloaque et reste appendu au pharynx (**49**, *fig. 11* et *12*, *t. v.*), mais dirige alors l'extrémité libre (et close) vers le bas, suivant les conditions habituelles. La *glande prénervienne* se formerait indépendamment de l'organe vibratile par une accumulation de cellules mésenchymateuses à la face ventrale de celui-ci.

Malgré son étrangeté, cette description du mode de formation de l'organe vibratile est appuyée sur des observations positives et sur des dessins parfaitement nets; aussi nous semble-t-il qu'on doit l'accepter. Il n'en est peut être pas de même pour ce qui suit.

Le ganglion *nerveux* serait produit par le développement d'un renflement ganglionnaire sur un filament nerveux venant du parent, et qui, appartenant d'abord aux parois latérales de sa cavité péribranchiale, aurait été entraîné dans le bourgeon par le refoulement qui a donné naissance à celui-ci. D'autre part, les deux masses cellulaires immigrées dont nous avons parlé ne seraient pas la seule origine des cellules germinales. Un certain nombre d'entre elles naîtraient dans le bourgeon lui-même aux dépens d'un épaississement ectodermique formé en face de l'organe vibratile. Les cellules nées en ce point, par prolifération, à la face profonde de l'ectoderme deviendraient libres et se joindraient aux cellules germinales venues du parent pour former des œufs jeunes et la totalité de l'organe mâle, tandis que les cellules venues du parent formeraient seulement les quelques œufs destinés à mûrir les premiers avec leurs follicules. Étant donnée l'extrême diversité des processus organogénétiques chez les Tuniciers, on ne peut *a priori* nier la vérité de ces modes de formation, mais il est peut-être permis de faire remarquer combien il serait plus conforme à ce qui se passe dans les autres groupes que l'épaississement ectodermique donnât naissance au ganglion nerveux et que le rudiment germinal eût son origine unique dans les éléments venus du parent. Des observations confirmatives seraient désirables.

communication avec le dehors, ne diffère plus du parent que par une taille moindre. Le pédicule (*pd.*) qui le rattachait à celui-ci ne se rompt pas cependant; il persiste, aminci et allongé sous la forme d'un cordon vasculaire qui fait communiquer le bourgeon par le sommet de sa face ventrale avec la partie latérale du corps du parent. Ce canal s'ouvre dans les cavités générales de l'un et de l'autre et permet le passage du sang et d'éléments cellulaires migrateurs de celui-ci dans celui-là.

Formation de la colonie. — Chez les autres Synascides, les colonies sont peu ou point régulières, les jeunes bourgeons se séparent de bonne heure et complètement du parent, et prennent dans la colonie une place qui n'a rien de bien précis. Aussi la formation de la colonie n'a-t-elle pas motivé une étude spéciale. Ici, c'est l'inverse, le mode de formation de la colonie est fort compliqué et demande des explications.

Fig. 213.



Colonie de *Botryllus Schlosseri* en voie de formation (d'ap. Pizon).

ann. v., anneau vasculaire colonial: **b**$_1$, **b**$_2$, **b**$_3$, bourgeons de 1er, 2e et 3e ordre.

Pour le bien comprendre, il est nécessaire de remonter à la larve issue de l'œuf. Cette larve commence à bourgeonner lorsqu'elle est encore contenue dans l'organisme maternel et d'une manière toute semblable à celle de l'adulte, par un refoulement pair de sa cavité péribranchiale. Mais le bourgeon de droite (**48**, *fig.* 9, *brg.*) continue seul à évoluer [1], et la larve fixée (**50**, *fig.* 1, *lrv.*) ne donne qu'un bourgeon b^1, qui engendre deux bourgeons b^2 (**50**, *fig.* 2), lesquels engendrent chacun deux bourgeons b^3 (fig. 213). Ainsi se trouve formé, après la disparition de la larve, un petit groupe de sept individus, 1 b^1, 2 b^2 et 4 b^3. Ces sept individus sont reliés les uns aux autres par les pédicules d'attache résultant de leur mode de formation. Bientôt, chacun des 4 b^3 donne 2 b^4 et le groupe se trouverait alors formé de quinze indvidus cohérents entre eux (**49** *fig.* 4). Mais à ce moment, b^1 meurt et, par sa disparition : 1° ramène le nombre des individus

---

[1] Pizon attribue l'atrophie du bourgeon de gauche au fait que l'intestin viendrait à un moment s'appuyer contre lui et l'empêcher de grandir.

BOTRYLLIDÆ

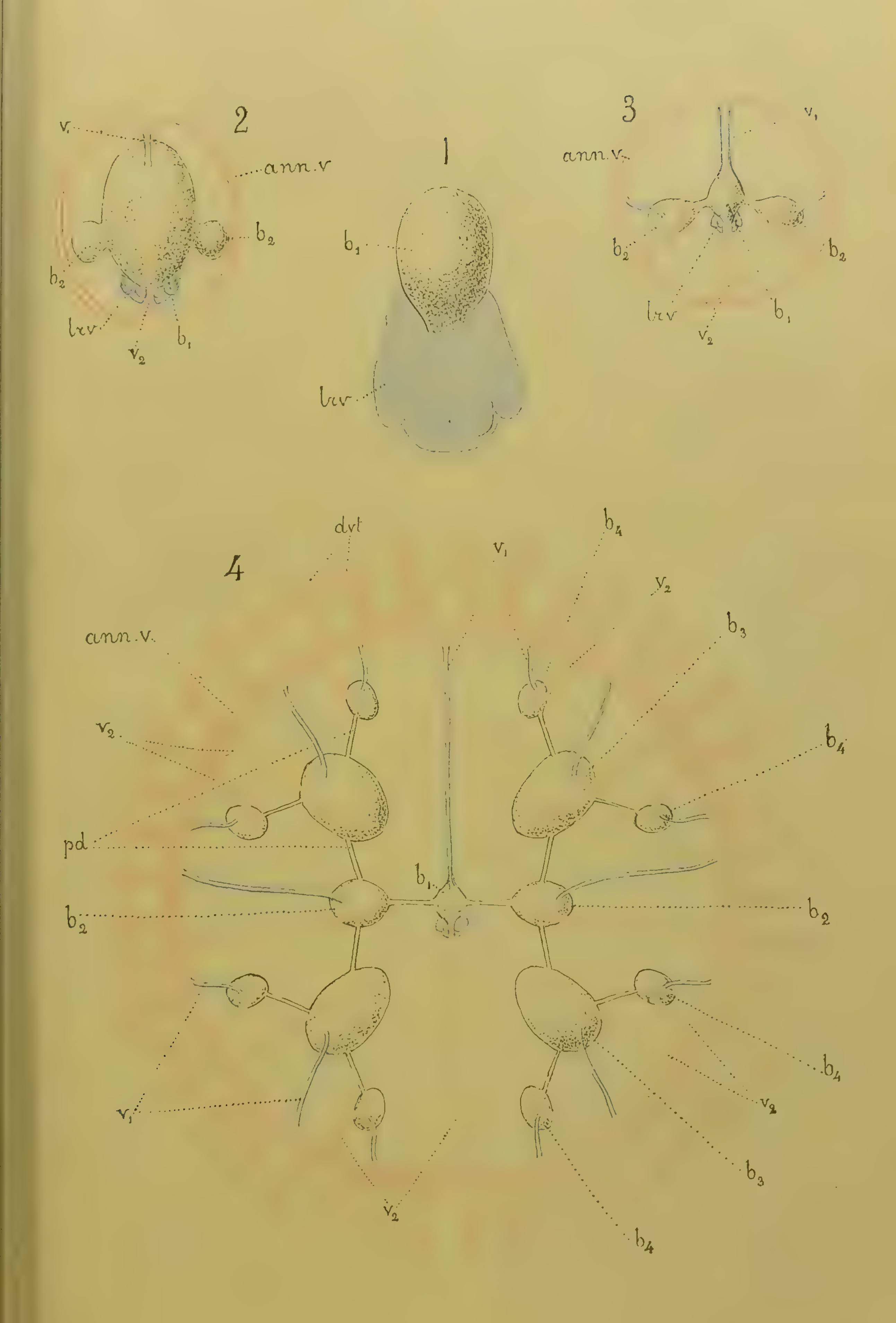
(TYPE MORPHOLOGIQUE)

(*Suite*).

Développement de la colonie.

ann. v., anneau circulaire ou vaisseau périphérique de la colonie;
b_1, b_2, b_3, b_4, bourgeons de 1er, 2e, 3e, 4e ordre de la colonie;
dvt., diverticules périphériques de l'anneau vasculaire;
lrv., reste du corps de la larve qui a produit le premier bourgeon;
pd., pédicules d'attache des bourgeons entre eux;
v_1., prolongement vasculaire du sinus sous-endostylaire;
v_2., prolongement vasculaire du sinus sous-intestinal.

Fig. 1 à *4*. Stades successifs du développement de la colonie.
Fig. 1. Larve portant le premier bourgeon b_1 de la colonie (Sch.).
Fig. 2. Formation de l'anneau vasculaire et des bourgeons b_2. (Sch.).
Fig. 3. Les bourgeons b_2 ont émis des prolongements jusqu'à l'anneau vasculaire périphérique, et le bourgeon b_1 commence à disparaître (Sch.).
Fig. 4. Schéma de l'ensemble d'une colonie après la naissance des bourgeons de quatrième ordre (im. Pizon).


2
v.
ann.v
b₂
b₂
lrv
v₂
b₁
1
b₁
lrv
3
v₁
ann.v.
b₂
b₂
lrv
v₂
b₁
4
dvt
v₁
b₄
v₂
b₃
ann.v.
v₂
b₄
pd
b₁
b₂
b₂
b₄
v₂
v₁
b₃
v₂
b₄

à quatorze; 2° disloque le groupe de quatorze en deux groupes de sept. Ce phénomène se reproduit constamment, en sorte que toute la colonie est toujours constituée par de petits groupes de sept individus, dont un seul est adulte et porte deux bourgeons latéraux à demi développés, lesquels portent chacun deux bourgeons latéraux tout jeunes.

Revenons à notre petite colonie formée seulement de deux adultes b^2 portant chacun deux bourgeons fils b^3 et quatre bourgeons petits-fils b^4. Le processus continuant, il va se former dans chaque groupe 8 b^5, les 2 b^2 disparaîtront et les 4 b^3, achevés, vont monter à la surface et ouvrir au dehors leur bouche et leur cloaque. Jusqu'ici, les cloaques étaient restés indépendants; mais maintenant qu'il y a quatre adultes, ceux-ci vont se disposer en croix, les bouches en dehors et les cloaques convergeant vers un point central qui va se creuser pour former le cloaque commun. C'est la première indication d'un système cœnobial. Ce système encore unique forme à lui seul toute la colonie : il n'est composé que de quatre adultes porteurs chacun de deux bourgeons fils et de quatre bourgeons petits-fils.

Ce qui va se passer maintenant est bien aisé à comprendre. Comme l'indique notre schéma et conformément à ce qui résulte nécessairement du lieu d'apparition des bourgeons, il y a deux bourgeons fils b^4 dans chacun des quatre intervalles séparant les quatre adultes b^3, deux bourgeons petits-fils b^5 dans chacun des huit intervalles séparant les huit bourgeons fils b^4 et, à la génération suivante, les seize bourgeons nouveau-nés b^6 seront encore placés par deux dans les seize intervalles séparant les seize bourgeons petits-fils b^5. Au moment où les quatre adultes b^3 mourront, les huit bourgeons b^4 vont monter à la surface, s'ouvrir au dehors, et le système va comprendre huit adultes avec chacun leur deux générations de bourgeons.

La chose continuant ainsi, on voit que le nombre des adultes groupés autour d'un cloaque commun doublerait à chaque génération et que la colonie comprendrait toujours un seul système de plus en plus riche en individus. Or, il n'en est pas ainsi. Le nombre des individus d'un système ne dépasse pas, dans chaque espèce, une certaine limite et le nombre des systèmes de la colonie augmente au contraire indéfiniment. Ce résultat est atteint par le processus suivant. Quand un système est âgé et formé d'individus nombreux, il arrive souvent qu'au lieu de deux bourgeons, chaque individu n'en engendre qu'un seul. Il s'en forme toujours deux, mais, par suite soit de la compression résultant du trop grand nombre d'individus, soit d'un affaiblissement de la faculté blastogénétique, un seul se développe, en sorte que le nombre des individus du système augmente peu ou point. En outre, et ceci se produit aussi, exceptionnellement, dans les systèmes jeunes, il arrive qu'un bourgeon, en grossissant, au lieu de prendre sa position normale, ne trouvant pas assez de place à l'endroit qu'il devrait occuper, se détourne, dirigeant son cloaque à l'opposé des autres vers le dehors. Ainsi

expulsé du système avec ses bourgeons qu'il entraîne avec lui, il fonde un nouveau système qui grandit à côté de l'ancien [1].

Système vasculaire colonial. — Il semblerait que nous ayons dit tout ce qui est nécessaire pour bien comprendre la colonie de Botrylles. Il n'en est rien. Nous avons décrit les choses comme si tout adulte en mourant disloquait et rendait indépendants les deux groupes de bourgeons auxquels il servait de lien. Or, il n'en est pas ainsi. Les deux pédicules qui l'attachaient à ses bourgeons fils persistent après sa mort et lui-même ne disparaît qu'en partie : ses organes intérieurs se détruisent, leurs cellules se désagrègent, passent en partie dans ses deux bourgeons fils auxquels elles servent de matériaux nutritifs, en partie dans la tunique par des déchirures de l'épiderme où sans doute elles se mêlent aux éléments de la tunique ou sont phagocytées par eux; mais son épiderme ne se détruit pas, il revient sur lui-même, se réduit à un cylindre de même diamètre que les pédicules d'attache de ses deux bourgeons, et se transforme finalement en un tube épidermique qui établit une communication vasculaire directe entre les cavités générales des deux bourgeons issus de lui. Il en résulte que tous les ascidiozoïdes groupés autour d'un même cloaque sont en communication vasculaire entre eux. Si ceux-ci (les adultes ouverts au dehors) sont, je suppose, de sixième génération et par conséquent au nombre de trente-deux, ils sont réunis par deux à seize canaux représentant les seize disparus de cinquième génération, lesquels sont réunis par deux à huit canaux représentant les huit disparus de quatrième génération, et ainsi de suite jusqu'au premier bourgeon b^1 qui sert de lien aux deux moitiés du système.

Mais ce n'est pas tout. Il existe encore d'autres vaisseaux et pour les bien comprendre, il faut remonter au premier bourgeon b^1. En se développant, il a donné naissance, non seulement aux deux bourgeons b^2, mais à une paire d'expansions vasculaires ventrales en cœcum qui se sont accrues en demi-cercle et ont fini par se rejoindre et se souder par leurs extrémités libres en un grand anneau vasculaire (**50**, *fig. 2*, *ann. v.*) dont il occupe à peu près le centre, et auquel il est relié en un point. Après sa mort, cet anneau va former un cercle complet à l'intérieur duquel seront contenus les bourgeons issus de lui. Couché à plat, parallèlement à la face ventrale des ascidiozoïdes et au-dessous d'eux, cet anneau constitue le *vaisseau marginal* de la colonie. Il est destiné à grandir sans cesse avec elle de manière à la circonscrire.

Si les choses restaient ainsi, on aurait donc une colonie formée d'un nombre variable d'individus communiquant tous ensemble par les vais-

---

(1) Il faut bien noter que les choses ne se passent pas avec la régularité schématique que nous avons supposée et que fréquemment s'introduisent des irrégularités, soit dans le nombre, soit dans le moment d'apparition des bourgeons.

seaux dont nous avons décrit la formation et communiquant en outre avec le vaisseau marginal en un seul point, par un canal radiaire reste du bourgeon b^1 qui l'a formé. Mais en grandissant, chaque bourgeon émet deux diverticules vasculaires partant, l'un de l'extrémité aborale de son sinus sous-endostylaire, l'autre de l'extrémité orale de son sinus intestinal; ces deux diverticules poussent vers la périphérie et vont se joindre au point le plus voisin du vaisseau marginal et s'ouvrir dans sa cavité (**50**, *fig. 3*). Ainsi, chaque ascidiozoïde adulte est uni à la colonie par cinq points : 1° par ses parties latérales aux deux bourgeons nés de lui (**50**, *fig. 4*, *pd.*); 2° par ses deux vaisseaux ventraux au vaisseau marginal; 3° par son pédicule d'attache au parent actuellement disparu de la génération précédente, pédicule maintenant transformé en un canal qui le relie, de proche en proche et par l'intermédiaire des autres parents disparus, à tous les autres adultes de la colonie. Le vaisseau marginal couché à plat à la face inférieure de la colonie, émet en outre des diverticules en cœcum (**50**, *fig. 4*, *dvt.*) qui montent vers la surface et s'y terminent par une extrémité renflée. Enfin, lorsqu'un individu se détourne du système auquel il appartenait pour fonder à côté un autre système, il n'en conserve pas moins ses relations vasculaires avec le premier, en sorte que l'appareil vasculaire colonial est en continuité dans toute la colonie.

On voit que le système vasculaire des Botryllidés est construit sur un plan parfaitement défini bien qu'assez compliqué; mais il ne faudrait pas croire que les choses conservent la régularité que nous leur avons assignée. Dans les systèmes un peu nombreux, de nouvelles connexions vasculaires s'établissent, tandis que d'anciennes se détruisent, en sorte que le plan primitif se trouve fortement altéré.

En somme, dans une colonie bien développée, on reconnaît aisément le vaisseau marginal avec ses ampoules et les pédicules d'attache des jeunes bourgeons à leur parent adulte; on constate en outre l'existence d'un vaste appareil plus ou moins irrégulier de canaux qui vont de la face ventrale des adultes et des bourgeons un peu avancés au vaisseau marginal, et celle de nombreuses anastomoses directes entre les adultes de la cœnobie. Mais il est bon de savoir que tout cela résulte de l'altération plus ou moins forte d'un système parfaitement défini dont nous avons expliqué la formule [1].

Le sang a accès dans toutes les parties de ce système vasculaire et circule au moins dans quelques-unes. Quand, chassé par le cœur il se dirige vers le sinus sous-endostylaire, une partie se détourne vers le canal qui en part pour aller au vaisseau marginal; de même, au retour, celui qui revient du sinus intestinal au cœur reçoit un courant qui lui vient du vaisseau marginal par le canal qui unit ce vaisseau au sinus

[1] C'est PIZON qui a eu le mérite de débrouiller cet appareil vasculaire colonial et substitué une formule simple et claire aux descriptions confuses de ses prédécesseurs.

sous intestinal. Quand le cœur se contracte dans l'autre sens, la même circulation a lieu en sens inverse. Dans bien des points, en particulier au sommet des ampoules du cæcum du vaisseau marginal, le sang ne fait qu'osciller, mais, dans les ampoules tout au moins, il est assez près de la surface pour pouvoir respirer directement et l'on a même émis l'idée que ces ampoules servaient d'organes respiratoires annexes. Elles servent aussi (Lahille) à la nutrition de la tunique.

Migrations des produits sexuels. — Ici, comme chez tant d'autres Tuniciers, les cellules germinales ne mûrissent pas dans l'individu qui les a formées et passent au bourgeon ; mais, en raison de la persistance des connexions entre le bourgeon et le parent, ces cellules n'ont pas besoin de passer de celui-ci à celui-là de bonne heure et sous la forme d'un cordon génital massif. Elles passent isolées, à la manière de globules sanguins, par le pédicule d'attache du parent au bourgeon et souvent même, franchissant celui-ci, peuvent aller plus loin au bourgeon de la génération suivante. Voici comment les choses se passent dans une colonie adulte. Chaque individu reçoit de son parent des œufs jeunes, nés chez celui-ci, qui n'auront pas le temps de mûrir chez lui et qu'il transmettra, accrus mais non mûrs, à ses deux bourgeons, lesquels les conduiront à maturité et les féconderont; il reçoit de son parent des œufs à demi mûrs que celui-ci tenait du grand parent et qui mûriront chez lui, fécondés par les spermatozoïdes produits par lui; enfin, il produit lui-même des œufs jeunes [1] qui passeront non mûrs à ses bourgeons fils et seront transmis à demi mûrs à ses bourgeons petits-fils chez lesquels ils achèveront de mûrir et seront fécondés. Les œufs traversent donc deux générations de bourgeons avant de mûrir, tandis que les spermatozoïdes accomplissent leur fonction chez l'individu même qui les a produits. Chacun féconde avec ses spermatozoïdes les œufs de son grand parent, soigne ceux de son parent et transmet à ses enfants ceux qu'il a produits lui-même. Trois générations de ce cycle sont précisément représentées par les ascidiodèmes de sept individus constituant les unités de la cœnobie, l'adulte seul ouvert au dehors, contient seul des produits mûrs des deux sexes (**48**, *fig.* 2) : il est hermaphrodite jusqu'à la ponte, puis neutre après la ponte (non par essence, comme on l'a dit, mais par suite de vieillesse) jusqu'à sa mort; les deux bourgeons fils et les quatre petits-fils sont hermaphrodites aussi, mais ne contiennent que des produits non mûrs.

Ajoutons pour terminer qu'au moment de la première fondation de la colonie, les premiers produits sexuels ont été fournis par la larve, mais les cellules germinales mâles n'ont évolué ni chez elle ni chez les

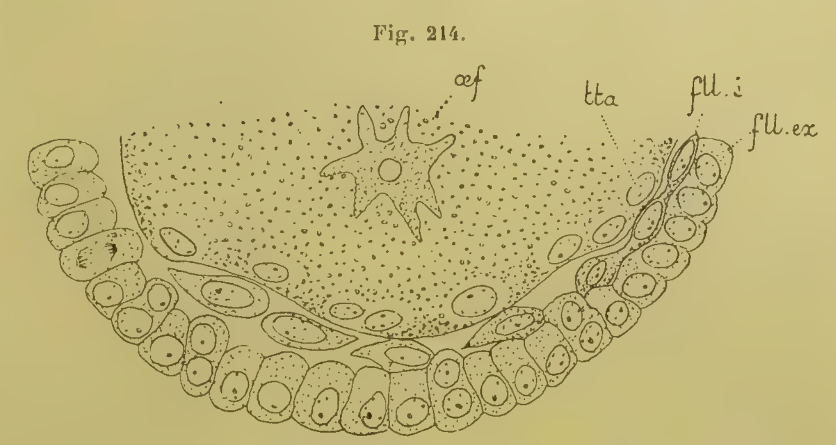
---

(1) D'après Pizon, à qui l'on doit en grande partie d'avoir élucidé ces questions, ces œufs jeunes se formeraient, comme nous l'avons vu, aux dépens de l'épaississement ectodermique de la région rétro-nervienne et se joindraient aux œufs immigrés qui occupent déjà la place du futur ovaire. Il en serait de même des cellules germinales mâles dans la formation des testicules. Nous rappellerons les réserves que nous avons cru devoir faire à ce sujet.

bourgeons des premières générations; et les jeunes ovules ont de même été transmis de l'un à l'autre jusqu'à b^7 qui le premier a pu achever de les mûrir et les a fécondés avec ses propres spermatozoïdes. La colonie ne devient donc apte à se reproduire que lorsqu'elle contient environ soixante-quatre individus ouverts au dehors.

Développement. — Dans le développement (fig. 214 et **48**, *fig.* 3 à 9), notons seulement quelques particularités. Dans le tube nerveux, formé d'ailleurs par le processus d'invagination habituel, la portion moyenne est massive et le ganglion de la future Ascidie se forme aux dépens de quelques cellules de cette partie qui seules persistent, tandis que tout le reste se détruit. La vésicule sensitive (**48**, *fig.* 6, *n.*) est franchement double; celle de droite contient l'œil; l'otocyste n'a pas été vue. L'organe vibratile (**48**, *fig.* 6, *tv.*), se forme tout à fait indépendamment de ces vésicules, aux dépens de la vésicule endodermique, par un processus identique à celui qui lui donne naissance chez les bourgeons. La glande prénervienne (ici post-nervienne comme chez l'adulte et le bourgeon) se formerait d'éléments mésodermiques. Le reste de l'organogénèse est semblable à celle du bourgeon ou des autres Ascidies.

Fig. 214.



Portion de l'œuf de *Botryllus violaceus* montrant la formation du follicule interne au dépens des cellules du follicule externe (d'ap. Pizon).

fll. ex., follicule externe; **fll. i.**, follicule interne; **œf.**, œuf; **tta.**, cellules du testa.

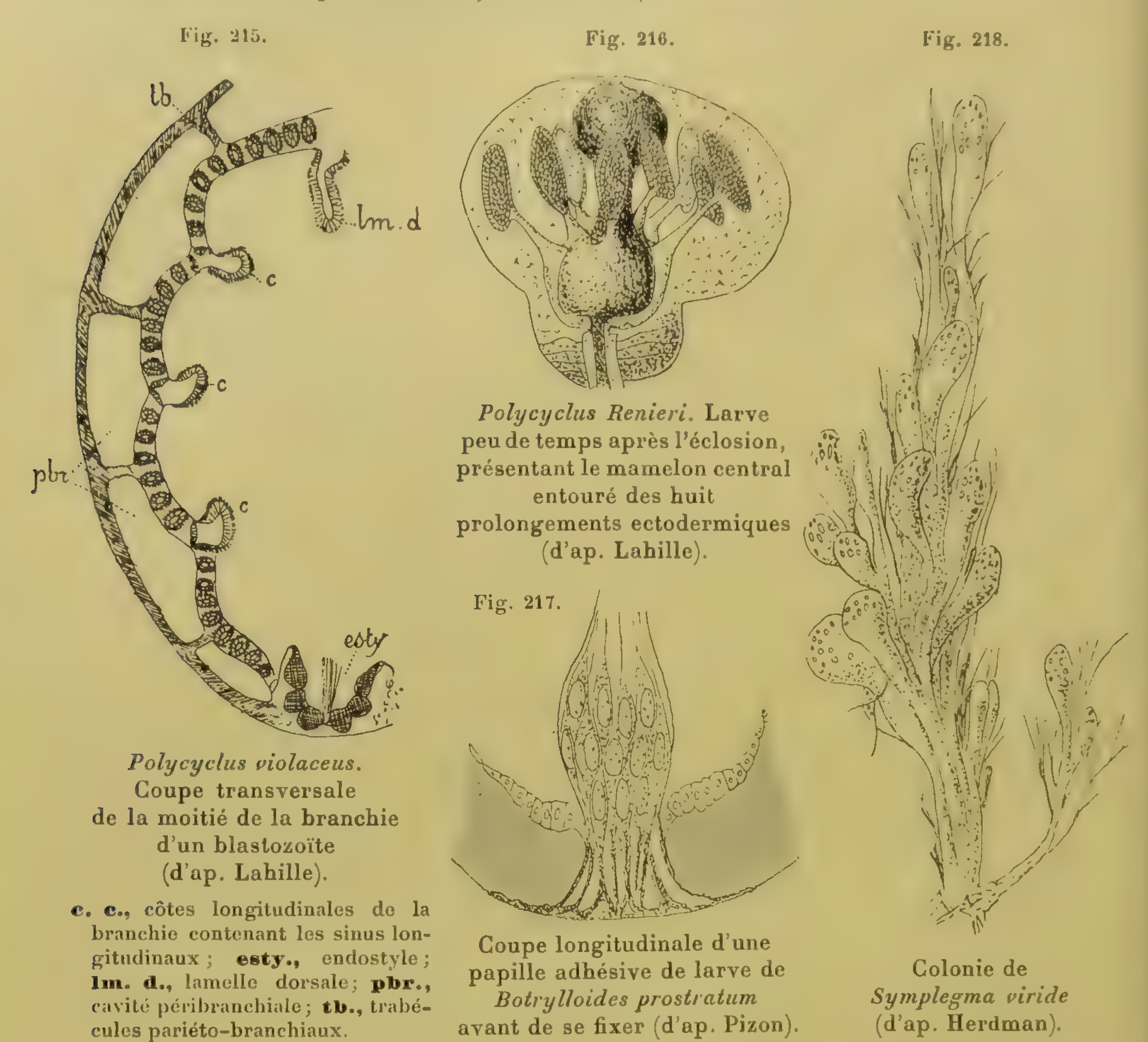
Les larves n'ont pas les trois papilles adhésives ordinaires, mais seulement trois petits prolongements coniques, recevant un filament nerveux et servant aux mêmes usages. Au-dessous de la portion supérieure du corps qui les porte et qui forme un renflement rempli de substances nutritives (mamelon de Kölliker), se voient des prolongements ectodermiques disposés en couronne (**49**, *fig.* 7 à 9, *pr. ect.*), dilatés à l'extrémité, semblables à ceux des Didemnines, mais ici au nombre de huit et disposés en cercle régulier.

GENRES

Botryllus (Gärtner et Pallas) (**48**, *fig.* 1) est le type morphologique décrit (Europe occidentale, Méditerranée, Amérique du Nord).

Au Botrylle dont les espèces sont fort nombreuses se rattachent quelques formes dont la valeur générique est discutable et ne sont peut-être que des sous-genres. Tels sont :

Polycyclus (Lamarck) (fig. 215 et 216) qui en diffère seulement par sa branchie formant entre les sinus longitudinaux des ondulations qui sont une première indication des plis méridiens des Monascides; en outre, les individus sont plus grands (3mm au moins) que ceux du Botrylle et les colonies plus épaisses que ne sont d'ordinaire (mais pas toujours) celles des Botrylles vrais (Europe occidentale, Méditerranée).



Polycyclus violaceus. Coupe transversale de la moitié de la branchie d'un blastozoïte (d'ap. Lahille).

c. c., côtes longitudinales de la branchie contenant les sinus longitudinaux; **esty.**, endostyle; **lm. d.**, lamelle dorsale; **pbr.**, cavité péribranchiale; **tb.**, trabécules pariéto-branchiaux.

Polycyclus Renieri. Larve peu de temps après l'éclosion, présentant le mamelon central entouré des huit prolongements ectodermiques (d'ap. Lahille).

Coupe longitudinale d'une papille adhésive de larve de *Botrylloides prostratum* avant de se fixer (d'ap. Pizon).

Colonie de *Symplegma viride* (d'ap. Herdman).

Botrylloides (H. Milne-Edwards) (fig. 217) est un *Botryllus* à cœnobies allongées ou irrégulièrement ramifiées (Même habitat, trouvé aussi dans la mer Rouge et l'océan Indien).

Sarcobotrylloides (Von Drasche) diffère par ce même caractère du *Polycyclus* (Atlantique, Méditerranée, Australie).

Symplegma (Herdman) (fig. 218), au contraire, est un véritable genre, caractérisé par ses organes génitaux impairs placés dans l'anse intestinale, comme chez les *Didemninæ;* il fait aussi le passage à ce groupe par une vague indication d'abdomen. Les colonies sont formées de lobes ovoïdes réunis par des pédoncules branchus (Bermudes).

APPENDICE

POLYSTYELIDÉÉS. — *POLYSTYELYDEÆ*

[*Polystyelidæ* (Herdman)]

En appendice aux Synascides unis en colonies massives, nous placerons un petit groupe d'Ascidies dont les affinités sont discutables et dont la plupart sont insuffisamment connues.

Le fait même du bourgeonnement n'a été formellement démontré chez aucun et comme, d'autre part, par leur organisation, ils ressemblent beaucoup aux *Styelina* (V. plus loin) on n'est pas absolument sûr que certains d'entre eux au moins ne soient pas des Ascidies simples. Rien n'empêche en effet que des Ascidies simples ne forment, en se fixant les unes à côté des autres, des pseudo-colonies. Même la présence d'une circulation commune dans les tuniques fusionnées ne suffit pas à leur donner le caractère d'Ascidies composées, car cette fusion des tuniques peut être secondaire et la circulation commune peut résulter d'anastomoses établies secondairement sous la poussée du sang entre les prolongements palléaux des individus voisins. Il faut le bourgeonnement pour faire l'Ascidie composée. Cependant, on ne saurait admettre que des larves se fixant à côté les unes des autres donnent autre chose que des pseudo-colonies de forme vague, et lorsque l'on voit, comme chez certains *Goodsiria*, les groupes former des masses volumineuses de forme définie portées sur un pédoncule étroit, ou, comme chez *Chorizocormus*, se réunir par petits groupes sur des prolongements radiciformes qui ont l'aspect de stolons, on ne peut guère douter qu'il s'agisse là de colonies vraies.

Parmi les Synascides, c'est aux Botrylles que se rattacheraient les êtres dont il est question ici, car ils en diffèrent moins que des autres Ascidies composées bien qu'ils leur ressemblent peu. En tout cas, comme ils n'ont pas de cloaques communs, ils seraient aux Botryllidés ce que sont les Distomines aux Didemnines. L'organisation intérieure est très voisine de celle des *Polycarpa* (Voir plus loin), c'est-à-dire qu'ils ont les siphons à quatre lobes, les tentacules non ramifiés, la branchie grande, munie de sinus longitudinaux et ordinairement plissés, une membrane dorsale, le tube digestif formant (sauf rare exception) une anse ascendante au côté gauche de la branchie, et les organes génitaux en forme de nombreuses petites masses généralement hermaphrodites, éparses sur les deux parois de la cavité péribranchiale (Voir genre *Polycarpa*). Mais il faut ajouter que les prolongements vasculaires de la tunique sont nombreux, terminés en massue et peut-être (?) doués de la faculté blastogénétique.

Voici maintenant une rapide diagnose de ces genres :

Goodsiria (Cunningham) forme des colonies massives, de forme définie, parfois pédonculées, où les individus sont complètement empâtés jusqu'aux orifices ; l'estomac est cannelé (Australie, Atlantique sud, détroit de Magellan) ;

Chorizocormus (Herdman) est disposé par petits groupes parfois entremêlés d'individus isolés sur des stolons irréguliers. Les plis branchiaux sont rudimentaires (Australie, Océan Arctique) ;

Oculinaria (Gray), genre mal connu, forme des colonies allongées, massives, dressées où les individus sont enfouis jusqu'aux orifices (Australie) ;

Ces trois genres semblent, par la forme de leurs colonies, appartenir bien réellement aux Ascidies composées. La chose est moins certaine pour les suivants, sur lesquels d'ailleurs nous ne possédons que des renseignements très insuffisants ;

Thylacium (Carus) forme des masses charnues sur lesquelles font saillie des individus distincts de tous ceux des genres précédents par la présence d'un abdomen contenant l'anse digestive située au-dessous de la branchie (Europe occidentale) ;

Polystyela (Giard) forme aussi des nappes sur lesquelles les individus font saillie, mais il n'y a pas d'abdomen (Manche) ;

Synstyela (Giard) diffère du précédent par une taille plus petite et par le fait que les individus ne forment pas de saillie à la surface (Europe occidentale, Malaisie, détroit de Magellan) ;

Pour ces deux derniers genres, leur place parmi les Synascides n'est rien moins que certaine et il se pourrait bien qu'ils ne fussent pas distincts du genre *Heterocarpa* qui sera décrit plus loin parmi les *Cynthidæ*. Nous renvoyons à la note de la page 306 et à la discussion qui en a été faite par Herdman [86] et par Lacaze-Duthiers et Yves Delage [92].

4e Sous-Ordre

CLAVELINIDÉS. — *CLAVELINIDÆ*

[Ascidies sociales (H. Milne-Edwards); — *Clavelinidæ* (Forbes); *Ascidiæ catenatæ p. p.* (Giard)]

TYPE MORPHOLOGIQUE

(Pl. 51 et fig. 219 a 223)

Nous prendrons ici pour type le genre *Clavelina.*

Anatomie. — La colonie se compose d'un nombre peu considérable d'individus séparés les uns des autres, ne se touchant même pas, mais réunis par un stolon ramifié, rampant, sur lequel ils sont insérés par leur base, dressés perpendiculairement à lui (¹).

Chaque ascidiozoïde (**51,** *fig. 1*) est constitué à peu près comme un Didemnidé, étant de forme assez allongée et composé d'un thorax et d'un abdomen; les deux orifices (*o. s.* et *o. cl.*) sont rapprochés l'un de l'autre à la partie supérieure, et vers le bas le corps s'étale en une sorte de pied d'où partent sur les côtés des *appendices radicoïdes* courts et peu ramifiés par lesquels l'animal se fixe au support. De cette extrémité inférieure part aussi le *stolon* (*st.*), assez semblable sous certains rapports aux appendices radicoïdes, mais s'en distinguant par une structure différente et par sa continuité dans toute la longueur de la colonie. La *tunique*, mince, gélatineuse, transparente, se prolonge sur les appendices radicoïdes et sur le stolon par lequel elle se continue avec celle des ascidiozoïdes voisins. La *bouche* (*o. s.*) et l'orifice cloacal (*o. cl.*) sont arrondis, non lobés. Les *tentacules* sont non ramifiés et de deux tailles, les grands, au nombre d'une douzaine environ, alternant avec les petits en nombre égal. La *branchie* comprend une douzaine de rangées

---

(¹) Cet habitus est donc considérablement différent de celui des groupes précédents d'Ascidies composées. Mais cependant la différence n'est pas fondamentale, car il suffirait de raccourcir le stolon, d'amener les individus au contact et de fusionner leurs tuniques pour obtenir un aspect qui ne serait pas très différent de celui d'un *Distomidæ* par exemple, et nous verrons que certains Clavelinidés (*Diazona*) réalisent partiellement cette supposition. Par un phénomène inverse, on voit souvent dans les colonies âgées des individus adultes se détacher du stolon commun et vivre isolés à la manière d'une Ascidie simple. Ces Clavelinides sont donc intermédiaires aux Synascides et aux Monascides, et divers zoologistes (Herdman) les classent parmi ces derniers.

D'autre part Lahille les démembre, plaçant *Clavelina* parmi les *Distomidæ* et les autres genres du groupe parmi les Ascidies simples. Ces auteurs obéissent à la tendance actuelle qui est d'accorder moins de valeur au caractère physiologique du bourgeonnement, d'où résultent les colonies, qu'aux caractères anatomiques individuels des ascidiozoïdes. Il y a là une question de subordination des caractères pour laquelle nous manquons de critérium. Nous avons préféré nous en tenir à la classification qui utilise les caractères les plus évidents. Comme il n'existe pas chez les *Ascidiæ* de formes bourgeonnantes dont les bourgeons s'isolent complètement de leurs parents, il se trouve que le bourgeonnement et la constitution de colonies marchent de pair et qu'il y a là, pour distinguer les Synascides des Monascides, un caractère de valeur et (sauf rare exception) aisé à reconnaître, qu'il y a tout intérêt à utiliser.

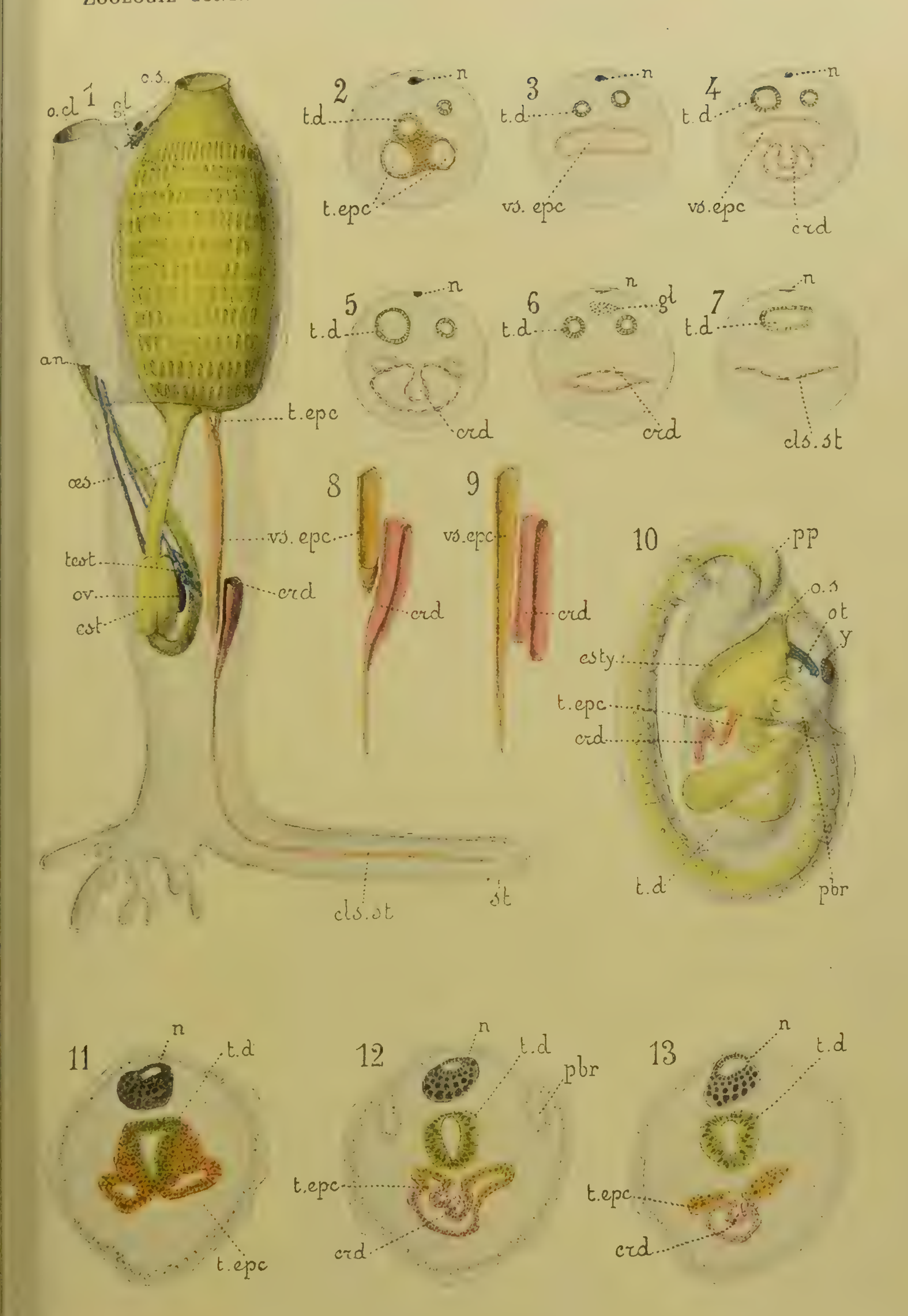
Pl. 51.

CLAVELINIDÆ

(TYPE MORPHOLOGIQUE)

an., anus;
cls. st., cloison stoloniale;
crd., cœur;
est., estomac;
esty., endostyle;
gl., glande neurale;
n., système nerveux;
o. cl., orifice cloacal;
œ., œsophage;
o. s., orifice du siphon buccal;
ot., otocyste;
ov., ovaire;
pbr., cavité péribranchiale;
pp., papilles adhésives;
st., stolon;
t. d., tube digestif;
t. epc., tube épicardique;
test., testicule;
vs. epc., vésicule épicardique;
y., œil.

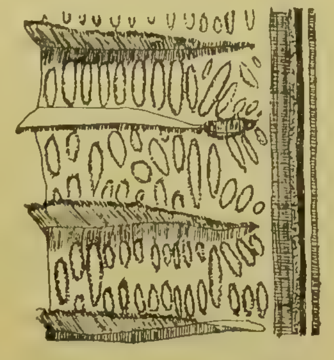
Fig. 1. Blastozoïte de *Clavelinidæ* (Sch.).
Fig. 2 à *7*. Coupes transversales successives de la région épicardique d'un ascidiozoïde (im. van Beneden et Julin).
Fig. 2. Coupe au niveau de la base de la cavité branchiale.
Fig. 3. Coupe au niveau de la vésicule épicardique.
Fig. 4. Coupe au niveau de l'extrémité supérieure du cœur.
Fig. 5. Coupe au niveau de l'extrémité inférieure de la vésicule épicardique.
Fig. 6. Coupe au niveau de l'extrémité inférieure du cœur.
Fig. 7. Coupe passant au-dessous du cœur.
Fig. 8. Coupe sagittale du péricarde et de l'extrémité inférieure de la vésicule épicardique chez l'ascidiozoïde (Sch.).
Fig. 9. Coupe sagittale du péricarde et de la vésicule épicardique dans la région cardiaque chez l'oozoïte (Sch.).
Fig. 10. Larve de *Clavelina* vue du côté gauche (d'ap. Seeliger).
Fig. 11 à *13*. Trois coupes transversales schématiques d'une larve de *Clavelina* (d'ap. van Beneden et Julin).
Fig. 11. Coupe passant par l'extrémité inférieure du sac branchial.
Fig. 12. Coupe passant par les invaginations péribranchiales et les tubes épicardiques.
Fig. 13. Coupe passant par le péricarde.



1
o.cl
c.s.
gl
an
œs
test
ov
est
t.epc
vs. epc
crd
cls.st
st
2
n
t.d
t.epc
3
vs. epc
4
5
6
gl
7
8
9
10
pp
o.s
ot
y
esty
pbr
11
12
13

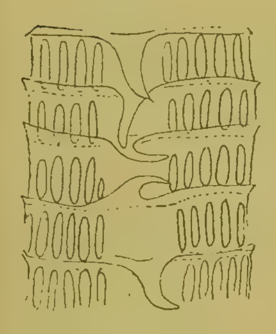
transversales de trémas rectilignes verticaux séparées par autant de *sinus transverses* donnant insertion, chacun dans toute sa longueur, à une lamelle horizontale mince, saillante dans l'intérieur de la cavité branchiale (fig. 219). Son bord dorsal est muni d'une rangée de *languettes dorsales* (fig. 220) en nombre égal aux lamelles précédentes, auxquelles elles correspondent et qu'elles interrompent en arrière comme l'endostyle les interrompt en avant. Il n'y a pas de *sinus longitudinaux*, les autres organes de la branchie, endostyle, gouttières péricoronale et ventrale ne présentent rien de particulier. Le cloaque occupe presque toute la hauteur de la branchie. Les *cavités péribranchiales* ont la disposition habituelle et ne descendent pas dans l'abdomen. Elles sont traversées par des *tractus pariéto-branchiaux* peu nombreux. Le *tube digestif* situé tout entier au-dessous de la branchie forme une longue anse très fermée dans laquelle l'*estomac* (**51**, *fig. 1, est.*) occupe la partie inférieure de la branche descendante; cet estomac n'est pas véritablement cannelé, mais seulement parcouru par quatre profonds sillons; intérieurement, du côté dorsal, il présente une *gouttière ciliée*. L'*intestin* forme le sommet de l'anse et remonte d'abord en avant de l'estomac, puis à sa gauche et, croisant l'œsophage, arrive à l'*anus* (*an.*) situé tout au fond de la cavité cloacale, un peu à gauche de la ligne médiane. Les *organes génitaux* sont impairs et situés dans le plan médian, dans l'anse digestive. La *glande pylorique* existe, constituée comme d'ordinaire. Il en est de même du *ganglion*. Il existe *un cordon viscéral ganglionnaire* que l'on peut suivre jusqu'à l'estomac. L'*organe vibratile* (fig. 221) est volumineux et la *glande prénervienne*, très grosse aussi, est divisée en diverticules ramifiés. L'*ovaire* (**51**, *fig. 1. ov.*) est une grande vésicule portant sur ses faces latérales deux bandes symétriques d'épithélium germinal qui fournissent les œufs avec leurs follicules ovigères. Les œufs en grossissant forment de grosses tumeurs saillantes à la surface de l'ovaire, comme s'ils devaient tomber dans la cavité générale. Mais à maturité, ils repassent par leur pédicule dilaté dans la cavité

Fig. 219.



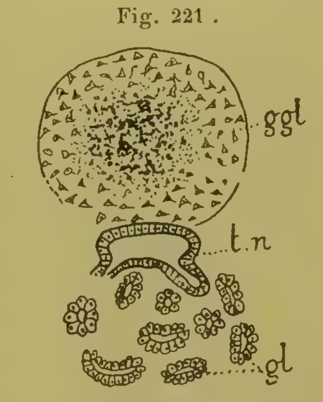
Portion d'une branchie irrégulière de *Clavelina lepadiformis*, var. *Rissoana*, montrant la tendance à la formation de rangées de trémas supplémentaires (d'ap. Lahille).

Fig. 220.



Languettes de la branchie de *Clavelina oblonga* (d'ap. Herdman).

Fig. 221.



Coupe transversale du centre nerveux de *Clavelina lepadiformis* (d'ap. Lahille).

ggl., ganglion nerveux ; **gl.**, glande neurale ; **t. n.**, tube neural.

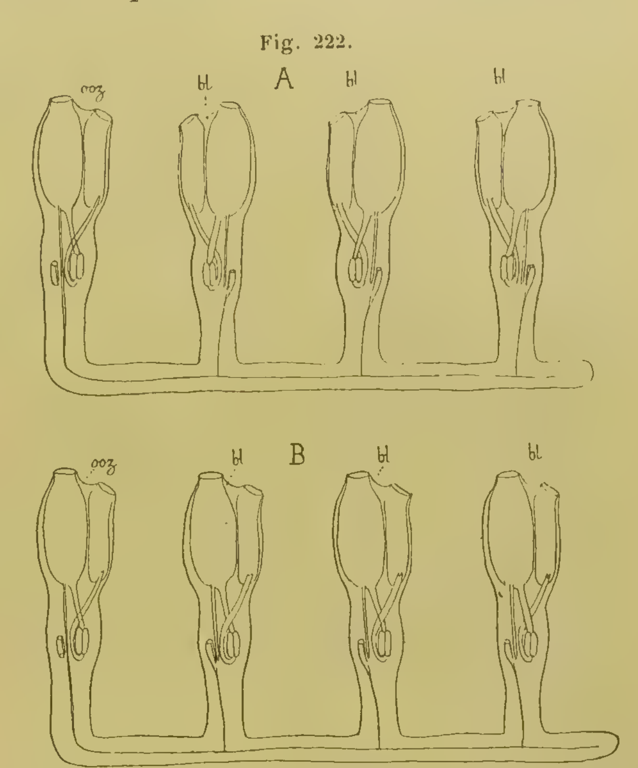
centrale pour être évacués par l'*oviducte*. Celui-ci est un simple canal qui prolonge la vésicule ovarienne et va s'ouvrir près de l'anus, sur la ligne médiane, un peu en avant et au-dessous de cet orifice. Le *testicule* (**test.**), situé à la face ventrale de l'ovaire, est formé de plusieurs follicules distincts se jetant dans un canal déférent commun qui monte le long de l'oviducte et s'ouvre à côté de lui, en conservant par rapport à lui une position un peu ventrale. Le *cœur* (**51**, *fig. 1*, **crd.**), contenu comme d'ordinaire dans son péricarde, est situé en avant du tube digestif à peu près à la hauteur du cardia. Il est disposé verticalement. La fente d'invagination par laquelle il s'est formé du péricarde est tournée en arrière et n'est pas entièrement fermée, mais la fermeture est complétée par une autre vésicule, le *sac épicardique* (**vs. epc.**), contre laquelle il est appliqué et qui fait partie de l'*appareil épicardique* dont il nous reste à parler.

Du fond du sac branchial, entre l'orifice œsophagien et l'extrémité de l'endostyle mais plus près du premier, à droite et à gauche de la ligne médiane, partent deux tubes symétriques, les *tubes épicardiques* (**51**, *fig. 1*, **t. epc.**), qui descendent en avant de l'œsophage et vont se jeter dans la *vésicule épicardique* (**vs. epc.**) ci-dessus mentionnée et située entre l'anse digestive et le cardio-péricarde. Il existe, en outre, une *cloison stoloniale* (**51**, *fig. 1*, **cls. sl.**) tendue transversalement dans le stolon et partageant sa cavité en deux sinus, l'un dorsal, l'autre ventral. Cette cloison est, en réalité, de même que celle qui la continue dans l'abdomen, aplatie, formée de deux feuillets accolés l'un à l'autre de manière à rendre virtuelle la cavité intérieure. Elle s'avance dans le stolon seul et non dans les appendices radicoïdes qui contiennent un prolongement indivis de la cavité générale ; et cela établit une différence capitale entre ces deux ordres de prolongements ([1]). Du côté distal, la cloison ne va pas tout à fait jusqu'au bout et, à l'extrémité de celui-ci, les deux sinus qu'elle sépare communiquent entre eux. A l'extrémité proximale, elle se continue dans l'abdomen dont elle divise la cavité en deux compartiments, l'un ventral, l'autre dorsal, ce dernier contenant l'anse digestive. Mais son mode de terminaison diffère chez l'oozoïte, fondateur de la colonie et chez les blastozoïtes nés de lui par bourgeonnement. Chez le premier, elle se jette en haut sur le sac épicardique et se continue avec son extrémité inférieure (**51**, *fig. 9*) ; sa cavité est un prolongement virtuel de celle de ce sac et, par conséquent, de celle de la branchie. Le cœur (**crd.**) est tout entier situé en avant d'elle et les deux extrémités de cet organe s'ouvrent dans le plus ventral des deux compartiments qu'elle détermine dans la cavité générale. Chez les blastozoïtes, au contraire, la cloison stoloniale se jette en haut sur le péricarde et sa cavité est un prolongement virtuel de la cavité close de

(1) C'est du moins ce qu'indiquent KORSCHELT et HEIDER. Mais d'autre part, certains dessins, un en particulier HERDMAN [88, p. 129], figurent des cloisons longitudinales aussi bien dans les ramifications radicoïdes que dans le stolon.

celui-ci (**51**, *fig.* 8); le sac épicardique est, en bas, entièrement clos et sans prolongement. Ainsi, le cœur (*crd.*) ici est situé non plus en avant de la cloison, mais sur son prolongement et, tandis que son extrémité supérieure reste située dans la partie ventrale de la cavité générale, son orifice inférieur s'ouvre dans le compartiment dorsal. Si donc l'on envisage l'ensemble de la colonie (fig. 222, *A* et *B*), on voit qu'elle est constituée par un stolon rampant d'où se détachent de petites branches qui vont aux divers ascidiozoïdes, que ce stolon est divisé par une cloison stoloniale en deux compartiments; qu'en arrivant à l'oozoïte (*ooz.*) où se trouve l'origine du stolon, cette cloison se jette sur son sac épicardique, laissant le cœur et le péricarde entièrement en avant d'elle dans le compartiment ventral et que, en arrivant aux courtes branches latérales qui aboutissent aux blastozoïdes, elle envoie dans ces branches un diverticule qui pénètre aussi dans l'abdomen de l'ascidiozoïde, mais se jette sur son péricarde, le cœur débouchant en haut dans le compartiment ventral et en bas dans le dorsal.

Fig. 222.



A et *B*, Schéma des relations circulatoires entre l'oozoïte et les blastozoïtes.
bl., blastozoïte; **ooz.**, oozoïte.

Voyons quelle peut être l'influence de ces dispositions sur les circulations individuelles et coloniale.

Dans l'oozoïte qui est asexué et produit par bourgeonnement toute la colonie, le cœur, se contractant de bas en haut, lance le sang dans le *sinus sous-endostylaire* d'où il passe au *sinus dorsal* par les *sinus péricoronal* et *transverses;* il arrive ainsi au sommet du compartiment dorsal de la cavité générale, baigne l'anse digestive qu'elle contient, descend dans le *sinus dorsal du stolon*, et revient par le *sinus ventral du stolon* qui le ramène par le compartiment ventral de la cavité générale à l'extrémité inférieure du cœur. Au renversement de la circulation, les mêmes voies sont parcourues en sens inverse. Chez les blastozoïtes (qui, eux, sont sexués) le sang suit d'abord les mêmes voies, mais au retour du sinus dorsal, en descendant autour de l'œsophage, il retourne directement au cœur sans avoir besoin de faire le tour du stolon. Quant à la circulation coloniale, pour savoir comment elle s'accomplit, il faudrait savoir d'abord si le courant ventral de l'oozoïte communique

par le stolon avec le courant ventral des blastozoïtes ou avec leur courant dorsal, puis si les cœurs de tous les individus de la colonie battent ou non à la fois dans le même sens ou si ceux des blastozoïtes battent en sens inverse de celui de l'oozoïte [1].

Bourgeonnement. — Le bourgeonnement se fait d'une manière très simple. En un point du stolon, se forme un petit diverticule latéral dont la paroi comprend deux lames, une externe formée par la paroi stoloniale et une interne formée par une boursouflure de la cloison stoloniale. On se rappelle, en effet, que cette cloison est un sac aplati à cavité virtuelle. Au point où naît un bourgeon, cette cavité devient réelle et la lame tournée vers le côté où se forme le bourgeon, se dilate en une vésicule dont la cavité réelle communique avec la cavité virtuelle de la cloison. Entre les deux membranes primaires du bourgeon règne un espace en communication avec la cavité du stolon et par conséquent avec les cavités générales de la colonie où circule le sang. La membrane externe d'origine ectodermique formera la peau et ses dépendances et la lame interne endodermique engendrera tout le reste. Pour cela, elle se divise d'abord par un étranglement en deux vésicules superposées, une proximale plus petite, une distale plus grande, réunies par une partie plus étroite. La grande vésicule détache sur ses côtés une paire de vésicules péribranchiales entre lesquelles la partie moyenne restante deviendra la branchie. La vésicule inférieure se divise par un étranglement coronal en deux parties, une ventrale, le *péricarde*, une dorsale, le *sac épicardique*. Le premier invagine sa paroi dorsale vers la ventrale, pour former le cœur qui resterait ouvert le long de la ligne d'invagination si le sac épicardique n'achevait de le fermer en restant soudé aux deux bords de l'invagination. Mais, par les progrès de l'étranglement, toute communication se perd bientôt entre le sac épicardique et la cavité péricardique. Le péricarde, ainsi complètement clos en haut, se continue en bas avec le pédicule primitif de la vésicule formatrice du bourgeon, pédicule qui persistera pour former la lame stoloniale du bourgeon, étendue du péricarde de celui-ci à la cloison stoloniale de la colonie. Le sac épicardique communique pour le moment par un canal unique et médian avec le fond du sac branchial, mais il se divise bientôt en deux canaux juxtaposés par une cloison qui procède de sa face ventrale et dont le bord supérieur, s'arrêtant au niveau de la branchie, formera cette partie médiane du sac branchial qui, chez

---

(1) On voit en effet par les schémas ci-contre (fig. 222) que les courants des deux sortes d'individus pourront se marier ou se contrarier selon la direction des courants des ascidiozoïdes aussi bien si le courant ventral de l'oozoïte communique avec les courants ventraux des blastozoïtes (fig. A) que s'il communique avec leurs courants dorsaux (fig. B). Il est aisé de s'en rendre compte sans entrer dans une longue description à laquelle chacun pourra suppléer avec l'aide des schémas ci-joints. La plupart de ces faits ainsi que ceux relatifs au bourgeonnement ont été reconnus par Van Beneden et Julin [86] dans leur beau travail sur la morphologie des Tuniciers.

l'adulte, sépare les orifices branchiaux des deux canaux épicardiques.

Quant aux autres organes, ils se forment comme d'ordinaire : le tube digestif bourgeonne du sac branchial; les vésicules péribranchiales se fusionnent dorsalement en un cloaque qui s'ouvre au dehors, ainsi que le pharynx, par l'intermédiaire d'une invagination ectodermique peu profonde; les organes génitaux se forment d'un amas de cellules mésodermiques [venues sans doute du parent] qui s'organise dans l'anse intestinale en une vésicule dont la portion ventrale s'isolera pour former le testicule tandis que la portion dorsale plus grande formera l'ovaire; les conduits génitaux procèdent secondairement des vésicules sexuelles.

Organogénèse de la larve. — Sans entrer ici dans l'étude du développement, nous devons indiquer comment, dans l'organogénèse de la larve, semblable pour le reste à celle des bourgeons, se constituent les relations de l'appareil épicardique, si différentes chez l'oozoïte de ce qu'elles sont chez le bourgeon. Au fond de la vésicule branchiale, ici complètement close à l'origine, puisque l'être ne procède pas d'un diverticule du stolon, mais d'un œuf isolé, se forment, à droite et à gauche de la ligne médiane, entre l'endostyle et l'orifice œsophagien, deux bandes d'épithélium épaissi qui bientôt se détachent, d'abord au milieu de leur longueur, puis à leur extrémité dorsale, de manière à former deux appendices pleins. Ces appendices se soudent à leur extrémité libre en une masse pleine, puis le tout se creuse et se met en communication avec la cavité branchiale par une paire d'orifices correspondant à l'insertion des deux *tubes épicardiques* (**51**, *fig. 2* et *11*, *t. epc.*). La vésicule terminale se sépare et devient le péricarde qui bientôt s'invagine dorsalement pour former le *cœur* (**51**, *fig. 4* et *13*, *crd.*), et les deux tubes en cœcum se fusionnent de nouveau et forment, en arrière du cœur, une deuxième vésicule, le *sac épicardique* (**51**, *fig. 4*, *vs. epc.*) qui se prolonge en bas en un sac aplati destiné en grandissant à former la *cloison stoloniale* (**51**, *fig. 7*, *cls. st.*).

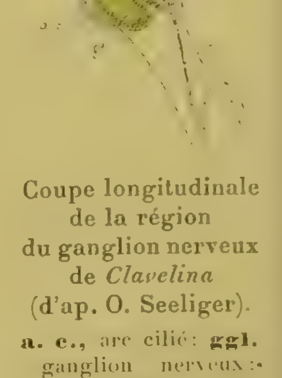
De pareilles divergences dans le mode de formation d'organes évidemment homologues chez l'oozoïte et chez les bourgeons semblent au premier abord extraordinaires, mais en y réfléchissant, on reconnaît qu'elles sont au contraire bien peu significatives. Le péricarde (sans parler du cœur qui procède de lui) et l'appareil épicardique ne sont au fond qu'un seul et même système constitué par un prolongement endodermique analogue à celui qui, chez les Salpes, s'avance dans le stolon. La formation par des processus pleins qui se creusent ensuite, n'est qu'une variante d'un processus primitif de formation par une paire de diverticules creux. La vésicule épicardique primitive se divise en deux parties, dont la ventrale devient le péricarde et la dorsale le sac épicardique; mais la cloison stoloniale doit être considérée comme un prolongement de cette vésicule primitive, et il importe peu que, par suite de conditions secondaires, elle reste attachée à la portion qui devient le

péricarde (**51**, *fig. 8*) ou à celle qui forme le sac épicardique définitif (**51**, *fig. 9*). Cette condition secondaire peut être ramenée à la direction du plan qui sépare le péricarde et l'épicarde dans cette vésicule primitive. Dans l'oozoïte (**51**, *fig. 9*), ce plan est vertical et passe en avant du système épicardique; dans le blastozoïte (**51**, *fig. 8*), il est oblique et attribue le sac épicardique ou système épicardique à la branchie et la cloison au péricarde. Ces idées sont confirmées par le fait établi récemment par Ritter [96] que, chez *Perophora*, la cloison stoloniale se rattache à la vésicule péribranchiale gauche, autre diverticule de la vésicule endodermique primitive.

GENRES

Clavelina (Savigny) (**51**, *fig. 1* et fig. 223) est le genre même qui nous a servi de type morphologique. Cependant, il est caractérisé génériquement par une disposition exceptionnelle dans le groupe auquel il a donné son nom, savoir : la présence d'un abdomen contenant l'anse intestinale, le cœur et les organes génitaux, au-dessous du sac branchial (20 à 30mm; Europe occidentale et Méditerranée).

Fig. 223.



Coupe longitudinale de la région du ganglion nerveux de *Clavelina* (d'ap. O. Seeliger).

a. c., arc cilié : **ggl.** ganglion nerveux : **gl.**, glande : **n.**, filet nerveux ; **o. v.**, organe vibratile.

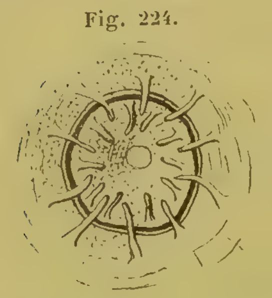
Podoclavella (Herdman) est plus allongé encore que *Clavelina*, ayant le corps prolongé en un pédoncule au-dessous de l'abdomen (Océan Arctique, Australie).

Stereoclavella (Herdman) diffère de *Clavelina* par le fait que les stolons sont groupés dans une lame de substance tunicale commune où est aussi empâtée l'extrémité inférieure du corps (Atlantique, Australie).

Pycnoclavella (Garstang) a des zoïdes petits, délicats, en massue, rattachés par un pédoncule grêle (région œsophagienne) au test commun dans lequel ils sont plongés seulement par l'abdomen qui est plus dilaté (Plymouth).

Bien plus typique sous ce rapport est le genre **Perophora** (Lister, Wiegmann) (fig. 224 à 226) qui diffère de *Clavelina* par l'absence d'abdomen, les viscères étant remontés à la hauteur de la branchie. Il en résulte que le corps est court, presque cubique. La tunique est, ici aussi, transparente et gélatineuse. La bouche a six lobes, le cloaque quatre à six, entre lesquels se montrent souvent des taches pigmentaires oculiformes. Il y a vingt à trente tentacules de deux ou trois grandeurs (fig. 224). La branchie a quatre rangées de trémas séparées par des sinus transversaux non saillants, mais porteurs, de distance en distance, de papilles vasculaires saillantes dans la cavité branchiale qui se divisent en deux branches, l'une ascendante, l'autre descendante, capables de se souder aux branches correspondantes des papilles voisines

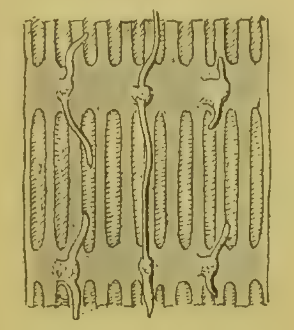
Fig. 224.



Couronne tentaculaire de *Perophora banyulensis* vue de l'intérieur de la branchie (d'ap. Lahille).

de la même rangée verticale et de déterminer ainsi la première ébauche d'un système de *sinus longitudinaux* (fig. 225) [1]. Il n'y a pas de sinus pariéto-branchiaux. Les languettes dorsales sont réunies à leur base par une étroite membrane continue. Les viscères contenus dans la cavité générale déterminent une forte saillie dans la cavité péribranchiale. Le tube digestif est à gauche (fig. 226); il forme une anse presque horizontale très fermée; il est remarquable par le nombre de ses renflements séparés par des parties étranglées : au-dessous de l'estomac, lisse et porteur de la glande pylorique habituelle, est un post-estomac arrondi, puis vient un intestin moyen vésiculeux aussi et enfin le rectum qui commence par une partie élargie et va en s'effilant vers l'anus. Les organes génitaux sont dans l'anse digestive et constitués à peu près comme chez *Clavelina*.

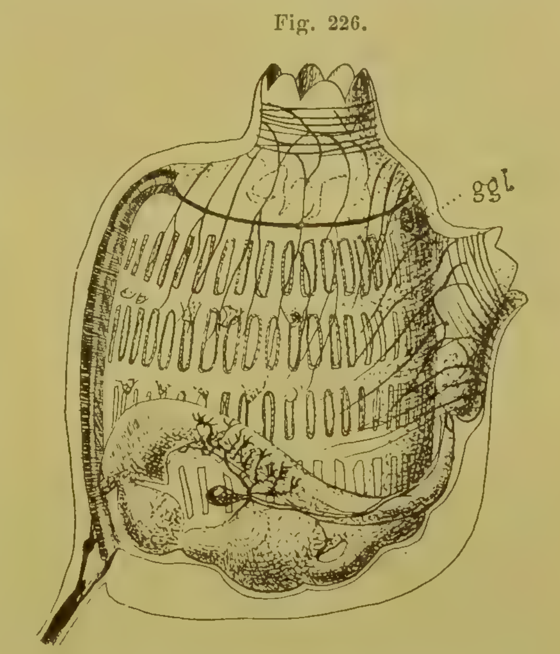
Fig. 225.



Portion de la branchie de *Perophora banyulensis* montrant les languettes des sinus transverses (d'ap. Lahille).

Le cœur, au contraire, contenu dans son péricarde, est du côté droit, allongé horizontalement le long de la dernière rangée de trémas, et sa pointe antérieure doit s'incliner en bas pour déverser le sang à la fois dans le sinus sous-endostylaire et dans le compartiment ventral du stolon qui prend naissance précisément en ce point. La cloison stoloniale naît du fond de la vésicule péribranchiale gauche (Voir page 290). Pour le reste, la constitution ne diffère de celle de la Claveline en rien d'essentiel. Dans le bourgeonnement, une différence est à signaler par rapport à la Claveline, c'est l'absence de tube épicardique : le péricarde se forme, ainsi que le ganglion, les organes sexuels, etc., de cellules qui se détachent de la vésicule endodermique et même de globules sanguins libres. Il en est de même chez *Ecteinascidia* d'après Lefèvre [97] (3 à 5mm; Manche, Atlantique, Méditerranée, Amérique du Nord, Australie).

Fig. 226.

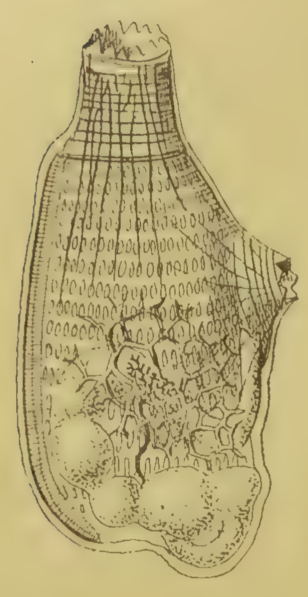


Un individu de *Perophora Listeri* vu du côté gauche (d'ap. Lahille). **ggl.**, ganglion nerveux.

[1] Cette disposition, qui se voit très nettement sur la figure 225 empruntée à Lahille, présente un intérêt général sur lequel ce zoologiste a attiré l'attention. Elle démontre bien l'antériorité des sinus transversaux de la branchie et le mode de formation des longitudinaux aux dépens de ces derniers.

Perophoropsis (Lahille) (fig. 227) en diffère surtout par sa bouche à douze lobes et sa branchie à quinze ou seize rangées de trémas sans papilles vasculaires (Méditerranée).

Fig. 227.



Perophoropsis Herdmani (d'ap. Lahille).

Fig. 228.



Ecteinascidia Moorei. Vue d'ensemble de la colonie (d'ap. Herdman).

Fig. 229.



Un ascidiozoïde d'*Ecteinascidia Moorei* (d'ap. Herdman).
o. s., orifice du siphon; **o. cl.**, orifice du cloaque.

Fig. 230.

Ensemble du tube digestif et des organes génitaux d'*Ecteinascidia Moorei* (d'ap. Herdman).
an., anus; **est.**, estomac; **gl.**, glande pylorique; **o. ♀**, orifice de l'oviducte; **o. ♂**, orifice mâle; **œs.**, œsophage; **ov.**, ovaire; **rect.**, rectum; **test.**, testicule.

Ecteinascidia (Herdman) (fig. 228 à 230) a les orifices non lobés et, dans la branchie, de véritables sinus longitudinaux. Les viscères débordent un peu la branchie vers le bas (Australie, Océan Indien, Atlant. nord, Malaisie, Médit.).
Sluiteria (Ed. Van Beneden) a sept lobes à la bouche et diffère surtout du précédent par la présence de prolongements radicoïdes dans la tunique (Malaisie).

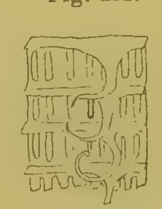
Entre la Claveline à corps allongé, à branchie sans sinus longitudinaux et le Pérophore à corps court et à branchie pourvue de sinus longitudinaux, se placent quelques genres qui ont le corps allongé comme la première et la branchie à sinus longitudinaux comme le second. Un des plus remarquables est le genre
Diazona (Savigny) (fig. 231 et 232). Les deux orifices ont six lobes obtus; le siphon buccal est beaucoup plus long que le cloacal; les tentacules sont au nombre de vingt-quatre non ramifiés, de

Fig. 231.



Diazona violacea. Portion de la couronne tentaculaire et de la branchie (d'ap. Lahille).

Fig. 232.



Diazona violacea. Languettes dorsales (d'ap. Lahille).

deux tailles, alternes ; la branchie présente de très nombreuses (70 à 100) rangées de trémas séparées par des sinus transverses peu saillants. Les sinus longitudinaux sont nombreux et bien développés ; les languettes dorsales sont longues et fines ; la glande prénervienne est très grosse et ramifiée comme chez *Clavelina*. Le tube digestif, placé sous la branchie, détermine un abdomen aussi long que la branchie ; l'estomac est cannelé. Les ascidiozoïdes sont rapprochés les uns des autres et empâtés dans toute la hauteur de l'abdomen dans une substance tunicale commune, à la base de laquelle se trouve un lacis formé par un enchevêtrement des stolons. Le tout forme une colonie compacte volumineuse. Quand les ascidiozoïdes sont morts, la base stolonifère peut en bourgeonner de nouveaux et produire une sorte de réjuvenescence de la colonie (Lahille). (Ascidiozoïdes, 3 à 6^{cm}, colonie pesant jusqu'à 1 kilogramme; Europe occidentale et Méditerranée.)

Rhopalæa (Philippi) a ses orifices lobés et sa branchie finement plissée; mais il diffère surtout du précédent par la présence d'un fort étranglement entre le thorax et l'abdomen et par l'aspect des colonies, formées ici d'individus peu nombreux fixés par la base seulement ou par le côté gauche, mais non empâtés dans la substance tunicale. Les stolons ont la forme de larges expansions foliacées (5 à 12^{cm}; Méditerranée).

Rhopalopsis (Herdman) a les orifices non lobés et la branchie non plissée (Malaisie, Australie).

3e Ordre

MONASCIDES. — *MONASCIDA*

[Ascidies simples ; — Tethyes simples : — *Tethyæ simplices* (Savigny)]

TYPE MORPHOLOGIQUE

Ici encore, le type morphologique se déduit aisément de celui des *Ascidiæ* (Voir page 228) et peut être défini en quelques mots. Il suffit de modifier ou de compléter ce dernier d'après les indications suivantes. Chaque individu est entièrement isolé, incapable de bourgeonner et de former des colonies; et les groupes que l'on rencontre fréquemment proviennent simplement de ce que des larves se sont fixées et développées sur la tunique d'autres individus. L'animal est, en effet, fixé à quelque support par l'extrémité inférieure (parfois latérale droite) de son corps, par adhérence directe de la tunique qui est épaisse et plus ou moins cartilagineuse. Le corps est plus court que dans notre type des *Ascidiæ*, les viscères étant situés non plus au-dessous de la branchie, mais au niveau de sa partie inférieure, le plus souvent du côté gauche. Contenus morphologiquement dans la cavité générale, ils font saillie dans la cavité péribranchiale gauche, tantôt légèrement, tantôt au point d'y être entièrement contenus, n'étant rattachés à la paroi que par un étroit mésentère (1).

(1) Seul le genre *Ciona* fait exception, ayant les viscères situés au-dessous de la branchie dans une sorte d'abdomen comme *Clavelina*. Il fait exception aussi par sa tunique gélatineuse et transparente.

L'appareil circulatoire de la branchie est ici toujours au complet, avec un système bien développé de sinus longitudinaux. Les sinus pariéto-branchiaux sont toujours présents et, dans son ensemble, l'appareil circulatoire est endigué au maximum, présentant partout, même sur les viscères, la forme de sinus souvent ramifiés et ayant l'aspect de vaisseaux, bien qu'ils communiquent, selon la règle, en tous points avec les lacunes interstitielles au milieu desquelles ils serpentent.

C'est ici aussi que la taille individuelle devient maxima. Elle mesure d'ordinaire plusieurs centimètres et peut atteindre et dépasser un décimètre. Par tous ses caractères l'être se revèle comme le type le plus parfait du groupe des Tuniciers.

L'ordre des *Monascida* se divise en trois sous-ordres :

Phallusidæ. — Siphon buccal à huit lobes, siphon cloacal à six lobes; branchie non plissée, à sinus longitudinaux porteurs de papilles vasculaires, à stigmates droits (parfois courbes ou même spiraux); tentacules non ramifiés; organes génitaux comprenant une glande de chaque sexe dans l'anse intestinale;

Cynthidæ. — Siphons buccal et cloacal à quatre lobes; branchie formant des plis longitudinaux (méridiens), à sinus longitudinaux non papillifères, à trémas toujours rectilignes; tentacules simples ou ramifiés; organes génitaux très variables de nombre et de disposition;

Molgulidæ. — Siphon buccal à six lobes, siphon cloacal à quatre lobes; branchie à plis longitudinaux (méridiens), à sinus longitudinaux non papillifères, à trémas courbes, ordinairement disposés en spirale; tentacules ramifiés; un organe rénal distinct; organes génitaux comprenant de chaque côté du corps, deux glandes symétriquement disposées, une de chaque sexe.

1er Sous-Ordre

PHALLUSIDÉS. — *PHALLUSIDÆ*

[Phallusiadées (Lacaze-Duthiers); — *Ascidiidæ* (Forbes, Herdman)]

TYPE MORPHOLOGIQUE

(Pl. 52 et fig. 424 à 347)

Nous prendrons pour type le genre *Ascidia* qui est le plus nombreux et représente une forme bien normale du groupe.

L'animal est de belle taille (52, *fig. 1* et *2*), mesurant environ un décimètre de haut. La forme est à peu près cylindrique. Il est fixé par sa base et la zone d'adhérence peut s'étendre plus ou moins loin sur le côté gauche. La tunique épaisse, coriace, irrégulière, lui constitue une très efficace enveloppe protectrice. Les siphons sont assez distants l'un de l'autre, l'inspirateur (*o. s.*) terminal, l'expirateur (*o. cl.*) vers le tiers supérieur de la face dorsale. Epanouis, ils sont bien développés et

laissent voir, le premier huit lobes, le second six ([1]); rétractés ils disparaissent presque entièrement au milieu des bosselures de la tunique.

La *tunique* est souvent creusée de larges vacuoles produites par la dégénérescence des cellules mésodermiques qu'elle contient. Elle est parcourue, comme celle des Botryllidés, par un riche système de *prolongements palléaux* vasculaires (*p. p.*), ramifiés dans toute son étendue et à terminaisons claviformes. Mais ces prolongements partent ici directement de l'animal, par deux troncs (*p.*) qui se détachent de son corps vers la partie inférieure du sinus sous-endostylaire. Ils sont formés, comme d'ordinaire, par toutes les couches de la paroi du corps, y compris la musculature, et leur cavité reçoit du sang du sinus auquel elle s'abouche. Cette cavité est divisée en deux par une lame tout à fait comparable à la *cloison stoloniale* des Clavelines, ce qui permet d'assurer que ces prolongements sont homologues aux stolons des Ascidies sociales. — Il y a une *tunique réfléchie* dans les siphons.

La *paroi du corps* est constituée comme d'ordinaire, mais la musculature, composée suivant le plan normal de faisceaux partant des siphons et de fibres transversales, ne s'étend pas sur la moitié gauche du corps qui en est dépourvue.

La *couronne tentaculaire* est formée de très nombreux tentacules (de 24 à 60 ou plus) non ramifiés et d'au moins deux tailles alternantes. L'*endostyle* et la *gouttière coronale* ont la constitution habituelle. La ligne médiane dorsale est ornée d'une *lamelle dorsale* incurvée à droite, non découpée en languettes ([2]). La *branchie* (**52**, *fig. 1* et *2*, *br.* et *fig. 4*), très grande, descend jusqu'au bas du corps. Elle montre de nombreux *sinus transverses* de trois tailles alternes : un de deuxième ordre (**52**, *fig. 4*, *b.*) au milieu de l'espace entre ceux de premier ordre (*a.*), et un de troisième ordre (*c.*) entre ceux de premier et de deuxième ordre, suivant la formule 1, 3, 2, 3, 1... Tous communiquent avec de nombreux *sinus longitudinaux* (*l.*) saillants en dedans d'eux et porteurs de *papilles vasculaires* (*v.*) plus saillantes encore dans la cavité branchiale. La membrane propre de la branchie est tendue sans plis en dehors des sinus transverses, ceux de premier ordre étant seuls saillants en dehors d'elle dans la cavité péribranchiale; elle est percée, dans les espaces rectangulaires déterminés par les sinus, de trémas rectilignes allongés verticalement. Les sinus transverses de premier ordre (parfois seulement un de ces sinus sur deux) sont rattachés à la paroi externe de la cavité péribranchiale par de gros et courts *sinus pariéto-branchiaux*.

L'*orifice œsophagien* (**52**, *fig. 1*, *œs.*) est situé non au fond du sac branchial, mais vers le tiers inférieur du bord dorsal, ce qui raccourcit d'autant la lamelle dorsale et allonge la gouttière inférieure qui va de

---

([1]) Ce caractère n'est pas absolu, mais il ne souffre que peu d'exceptions et plutôt dans le sens de l'augmentation du nombre des lobes que de la diminution; ou bien les siphons peuvent devenir arrondis, ornés seulement de sinuosités à peine marquées.

([2]) Caractère non absolu.

l'endostyle à cet orifice. La lamelle dorsale contourne le bord gauche de cet orifice et se perd sur l'aire œsophagienne, tandis que de l'extrémité inférieure de l'orifice part la lèvre gauche de la gouttière inférieure qui, plus loin, se complète et va rejoindre l'extrémité inférieure de l'endostyle.

Le *cloaque* (**52**, *fig. 1* et *2*, *cl.*) et les *cavités péribranchiales* ont la disposition habituelle.

Le *tube digestif* (**52**, *fig. 2*) est situé tout entier au niveau du tiers inférieur de la branchie, au côté gauche de celle-ci, dans l'épaisseur de la paroi du corps, ne faisant qu'une saillie modérée dans la cavité péribranchiale.

L'*œsophage*, dont nous avons vu l'origine, se porte en bas et à gauche, aboutit à un *estomac* (*est.*) à peu près transversal, ovoïde, lisse, d'où part un *intestin* cylindrique qui monte sur la face gauche du corps, y forme une anse très accentuée, redescend vers l'estomac, et monte enfin obliquement vers le cloaque où il se termine par un anus à bord festonné (*an*). Seule la partie terminale est libre et rattachée par un simple mésentère à la paroi du corps. Souvent, dans l'intestin se trouve une forte côte longitudinale, saillante à son intérieur et contenant un sinus central, que l'on a comparé au *typhlosolis* de certains Vers.

La *glande pylorique* a la disposition habituelle. Mais sa présence n'a pas été constatée partout.

Le *cœur* (**52**, *fig. 2*, *cœ*,), contenu dans son péricarde, est vasculiforme, allongé le long de la première portion de l'intestin. Il se jette par un court canal ascendant que l'on pourrait appeler *artère branchiale* dans le sinus sous-endostylaire. Son extrémité opposée, l'inférieure par conséquent, se jette par un canal que l'on pourrait appeler l'*artère intestinale* sur la région pylorique du tube digestif et de là s'étend sur l'estomac et sur l'intestin.

Les *sinus sous-endostylaire*, *péricoronal*, *branchiaux* et *dorsal* ont la disposition et les rapports habituels. Ajoutons seulement que le dorsal se jette en bas sur l'œsophage pour se continuer avec les ramifications stomacales de l'artère venue du cœur, et envoie aux glandes génitales un canal qui entre en communication avec les ramifications intestinales du même vaisseau. De ces divers *vaisseaux viscéraux* partent des branches qui se rendent dans la paroi du corps, irriguée aussi par les *sinus pariéto-branchiaux* contenus dans les trabécules de même nom.

Enfin, nous avons vu que le sinus sous-endostylaire, avant de se perdre en bas sous la gouttière inférieure de la branchie, se prolonge dans les deux *prolongements palléaux* vasculaires (*p.*) que nous avons vus se ramifier dans la tunique et que l'on appelle souvent improprement les *vaisseaux tunicaux*.

L'*organe vibratile* (*t. v.*) prend origine à la place habituelle, immédiatement au-dessus du point où la lamelle dorsale se continue avec la lèvre inférieure de la gouttière coronale, à une papille assez saillante appelée le *tubercule vibratile*. Cette papille a la forme d'un fer à cheval et doit

PHALLUSIDÆ

(TYPE MORPHOLOGIQUE)

a., sinus transverse de premier ordre;
an., anus;
b., sinus transverse de deuxième ordre;
br., branchie;
c., sinus transverse de troisième ordre;
ccr., concrétions contenues dans les vésicules du rein d'accumulation;
cnl., canaliculé spermatique;
cl., cloaque;
cœ., cœur;
est., estomac;
gl., glande prénervienne;
l., sinus longitudinal de la branchie;
l. sg., lacunes sanguines;
n., ganglion nerveux;
o. cl., orifice cloacal;
œs., œsophage;
o. gtx., orifices des organes génitaux;
o. s.. orifice buccal;
ov., ovaire;
p., point où les prolongements palléaux pénètrent dans la tunique;
p. p., prolongements palléaux;
tes., acini testiculaires;
tr., trémas de la branchie;
ts. cj., tissu conjonctif;
tt., tentacules;
v., papilles vasculaires de la branchie;
vs., vésicules rénales.

Fig. 1. Ensemble de l'animal vu du côté droit (Sch.).
Fig. 2. Ensemble de l'animal vu du côté gauche (Sch.).
Fig. 3. Coupe transversale d'un filament branchial (*Ciona intestinalis*) (d'ap. Roule).
Fig. 4. Branchie (*Ciona intestinalis*) vue par la face interne (d'ap. Roule).
Fig. 5. Fragment du rein d'accumulation contenu dans la paroi du tube digestif d'*Ascidiella cristata* (d'ap. Roule).
Fig. 6. Acini testiculaires vus par transparence dans la paroi intestinale (d'ap. Roule).

Pl. 53.

CYNTHIDÆ

an., anus;	*œ.*, œsophage;
est., estomac;	*og.*, organes génitaux.

Fig. 1. ***Polycarpa tenera*** (d'ap. de Lacaze-Duthiers et Y. Delage).

Fig. 2. ***Styela variabilis*** ouvert pour montrer l'intérieur de la branchie plissée et les organes génitaux (d'ap. de Lacaze-Duthiers et Y. Delage).

Fig. 3. Tube digestif des ***Polycarpa varians*** ouvert pour montrer la côte intestinale (d'ap. de Lacaze-Duthiers et Y. Delage).

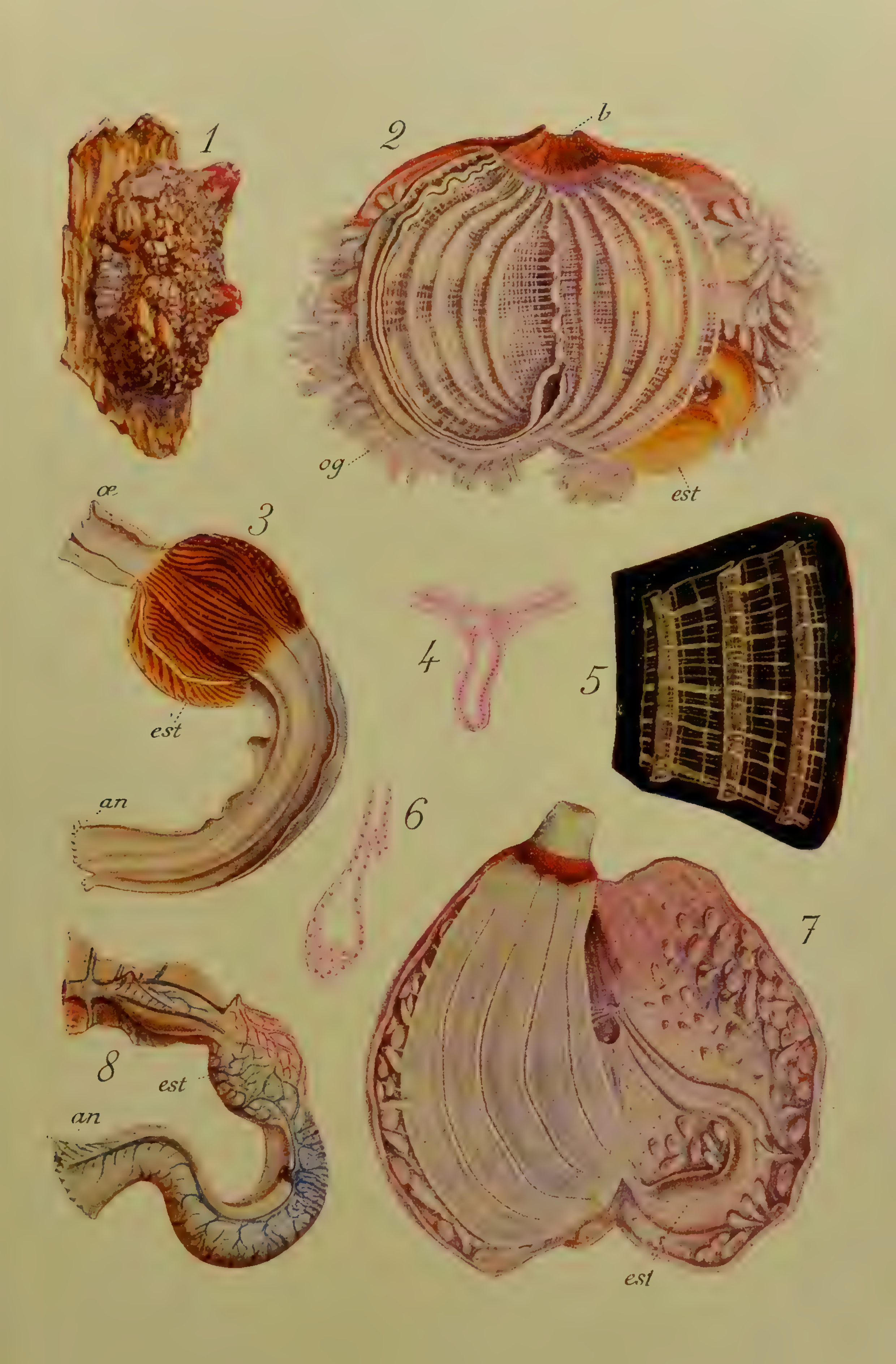
Fig. 4. Coupe transversale de l'intestin de ***Cynthia morus*** au niveau de l'orifice de la glande pylorique (d'ap. de Lacaze-Duthiers et Y. Delage).

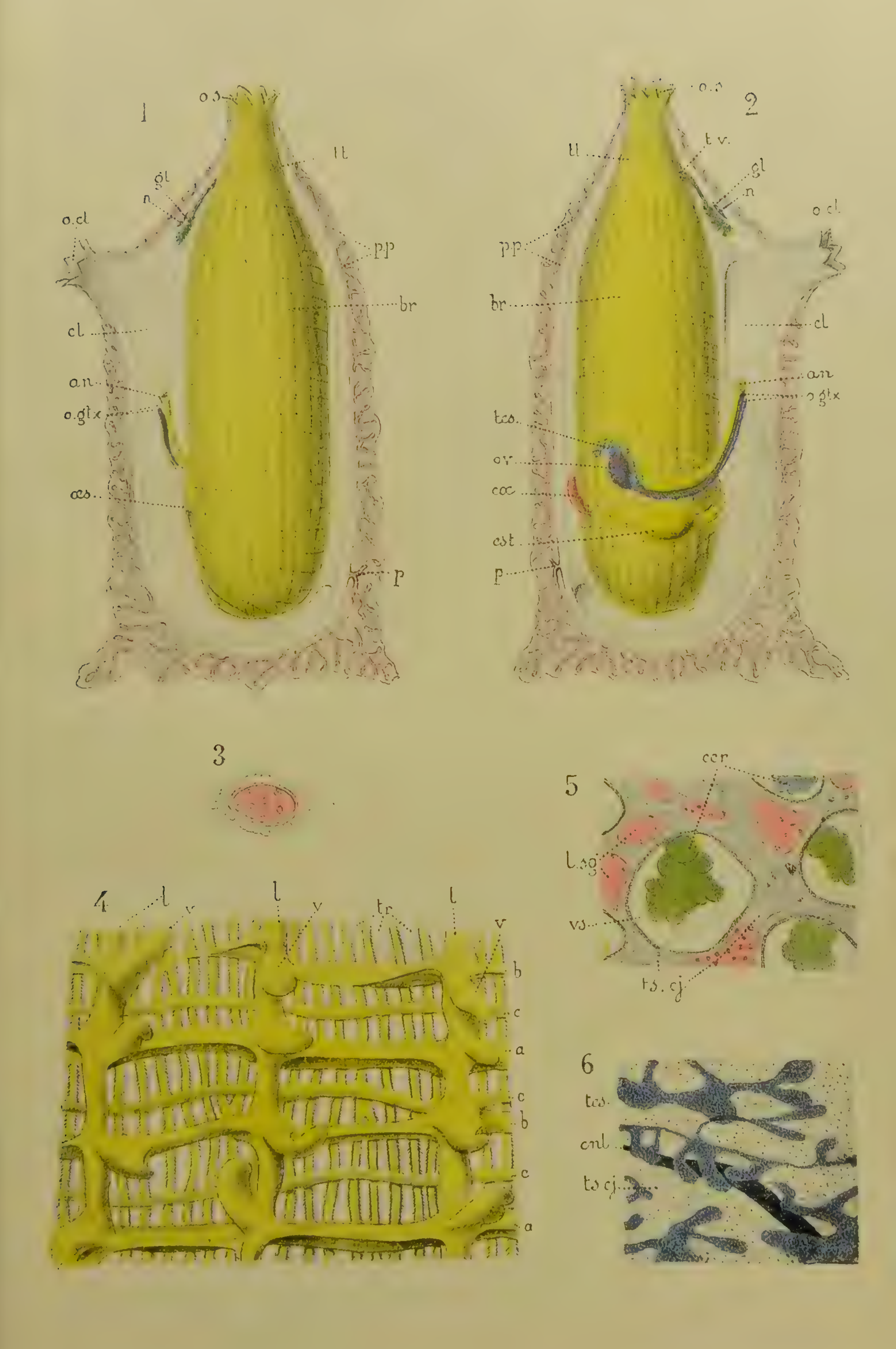
Fig. 5. Fragment de la branchie de ***Microcosmus spinosus*** vu par la face interne. Le côté gauche de la figure correspond au bord dorsal. On voit les replis, les quatre ordres de sinus transversaux et les deux sinus longitudinaux des espaces entre les replis (d'ap. de Lacaze-Duthiers et Y. Delage).

Fig. 6. Cul-de-sac de la glande pylorique de ***Cynthia morus*** avec le canalicule qui en part et l'amorce d'un second cul-de-sac (d'ap. de Lacaze-Duthiers et Y. Delage).

Fig. 7. ***Polycarpa rustica*** dont la paroi du corps a été fendue le long de la ligne ventrale et rejetée du côté droit pour montrer l'intérieur de la cavité péribranchiale gauche. Sur la face interne de la paroi on voit des glandes génitales, des vésicules pariétales et des tractus pariéto-branchiaux, ainsi que le tube digestif débouchant dans le cloaque (d'ap. de Lacaze-Duthiers et Y. Delage).

Fig. 8. Tube digestif de ***Polycarpa varians*** vu par sa face adhérente. On voit de chaque côté de l'œsophage les sinus transversaux de la branchie venant se jeter dans le sinus dorsal; sur l'estomac on voit l'artère gastrique en rouge et les ramifications du sinus dorsal en bleu. Sur l'intestin court le sinus venant de la paroi du corps (d'ap. de Lacaze-Duthiers et Y. Delage).


1
2
b
og
est
œ
3
est
4
5
an
6
7
8
est
an
est


1
o.s
tt
gl
n
o.cl
p.p
br
cl
an
o.gtx
œs
p
2
o.s
tt
t.v.
gl
n
o.cl
p.p
br
cl
an
o.gtx
tcs
ov
œc
est
p
3
5
ccr
l.sg
vs
ts.cj
4
l
v
tr
b
c
a
6
tcs
cnl
ts cj

être considérée comme formée par l'invagination de la moitié supérieure dans l'inférieure de l'embouchure en trompette du canal vibratile, en sorte que l'orifice du canal est non situé dans la concavité du fer à cheval, mais représenté par une fente dans l'épaisseur du fer à cheval. La *glande prénervienne* (*gl.*) offre la disposition habituelle ([1]).

Les *organes génitaux* sont contenus dans l'anse intestinale. L'*ovaire* (**ov.**) forme une glande indépendante, occupant l'espace vide de l'anse par sa portion glandulaire renflée d'où part un oviducte qui accompagne le rectum et va s'ouvrir auprès de l'anus. Le *testicule* (**52**, *fig. 2* et *fig. 6*, **tes.**) est formé de nombreux follicules répandus tout autour de l'ovaire et débordant sur l'anse intestinale. Ces follicules n'en sont pas moins rattachés à un canal excréteur unique qui suit l'oviducte et va s'ouvrir au même point.

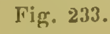
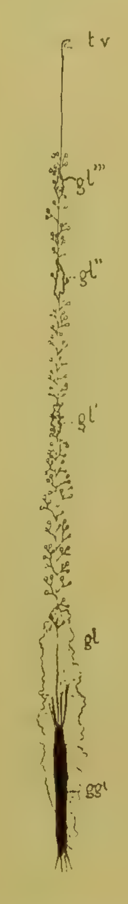


Fig. 233.



Glande neurale d'*Ascidia atra* (d'ap. Metcalf).

ggl., ganglion nerveux; **gl.**, **gl'.**, **gl''.**, **gl'''.**, glandes; **t. v.**, tubercule vibratile.

Dans l'épaisseur, très forte, des parois intestinales se trouvent de nombreuses cellules souvent groupées, mais sans disposition épithéliale, dans l'intérieur desquelles se trouvent des concrétions urinaires déterminées comme telles par l'analyse chimique. Ce sont des éléments mésodermiques constituant là un *rein d'accumulation* (**52**, *fig. 5*).

La *glande pylorique* existe, mais elle serait multiple, formée de plusieurs (2 à 6) glandes s'ouvrant au pylore par autant de petits canaux indépendants, et leurs ramifications s'anastomoseraient en réseau sur l'intestin ([2]).

([1]) Cependant chez *Ascidia Marioni* et chez *Phallusia mamillata* le canal excréteur de la glande émet de nombreux diverticules secondaires (une vingtaine chez la première, 4 ou 500 chez la seconde) qui s'ouvrent par une extrémité dilatée en entonnoir vibratile dans la cavité branchiale, sauf quelques-uns qui, plus longs, traversent la paroi et vont s'ouvrir dans la cavité péribranchiale. Julin qui a découvert cette disposition chez la Phallusie pensait que l'ouverture des entonnoirs dans la cavité péribranchiale était la règle, d'autant plus que la portion terminale du canal principal aboutissant au tubercule vibratile est fréquemment imperforée. Van Beneden voit dans cette disposition une raison d'assimiler la glande à un rein, seul organe qui ait tendance à communiquer ainsi par des entonnoirs vibratiles avec le dehors, raison peut-être un peu hasardée. Julin reconnaît d'ailleurs que cette disposition est secondaire, la glande ayant chez les jeunes la constitution habituelle. C'est Roule qui a retrouvé cette disposition chez *A. Marioni* et constaté que, dans les deux espèces, l'ouverture des entonnoirs dans la cavité péribranchiale est exceptionnelle.

Metcalf [97] a retrouvé cette disposition chez *Ascidia atra* (fig. 233). Il y a même ici de petites glandules accessoires le long du long et fin canal excréteur principal. Tout l'appareil est bien développé. Il suggère l'idée qu'en raison de cette similitude de structure, il faudrait mettre les trois espèces qui la présentent dans un seul genre *Ascidia* ou *Phallusia*.

([2]) C'est du moins ainsi que Winiwarter décrit les choses chez *Corella* et chez *Phallusia*; mais il y aurait peut-être à voir si, dans les cas où il a cru voir plus de deux glandes, ce zoologiste n'aurait pas été induit en erreur par les méandres d'un même canal et par les sinus sanguins qui les accompagnent.

GENRES

Ciona (Savigny, Fleming) diffère notablement du type étudié et en particulier par le fait que ses viscères, au lieu d'être remontés sur le côté de la branchie, sont situés franchement au-dessous, déterminant un véritable petit abdomen, caractère par lequel ce genre fait le passage aux Clavelines. On peut même dire qu'il ne diffère pas plus d'un *Clavelina* adulte séparée de sa colonie que d'un *Ascidia.* Cependant, cette situation de viscères mise à part (et il y a d'autres divergences de même ordre chez les autres représentants du groupe), les caractères différentiels ne sont pas d'importance bien grande. La tunique est mince, gélatineuse, transparente; les orifices sont rapprochés l'un de l'autre; la musculature est développée également sur les deux côtés du corps; la membrane dorsale est remplacée par une série de languettes dorsales; le ganglion et la glande prénervienne (celle-ci très grosse et très profondément lobée) sont situés à peu de distance au-dessous du tubercule vibratile; les organes génitaux sont compris dans l'anse intestinale mais rejetés un peu à gauche; les cellules rénales sont groupées au voisinage des orifices sexuels (Dans presque toutes les mers).

Pleurociona (Roule) mérite à peine de former un sous-genre.

Ascidia (Linné), est le genre même que nous avons décrit comme type (Très nombreuses espèces dans toutes les mers).

A ce genre principal s'en rattachent plusieurs autres qui s'en distinguent par des caractères quelque peu secondaires :

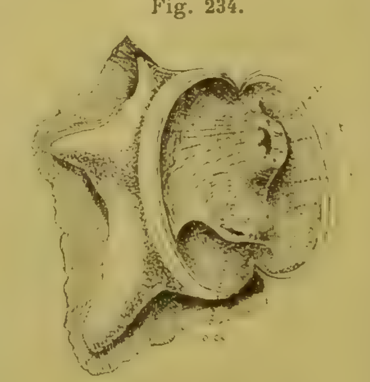
Pachychlæna (Herdman) n'est guère qu'un *Ascidia* à tunique particulièrement épaisse et coriace (Atlantique sud, Australie);

Ascidiella (Roule) n'en diffère aussi que par un mince caractère : les siphons sont plus rapprochés, et le ganglion ainsi que la glande prénervienne sont situés immédiatement au-dessous du tubercule vibratile et non assez loin comme chez *Ascidia* (Méditerranée, Europe occidentale, Malaisie);

Phallusia (Savigny, Roule) en diffère par le fait que son sac branchial, plus large en bas que le sac tunical, est reployé en bas sur lui-même et forme au-dessous du siphon cloacal un large lobe aplati rabattu contre le côté gauche du corps. Ce lobe est contenu dans un diverticule de la tunique. (Voir à la page précédente les particularités de la glande prénervienne chez *Ph. mamillata*) (Méditerranée).

Rhodosoma (Ehrenberg) (fig. 234) a la lame dorsale remplacée par une série de languettes dorsales. Mais son caractère principal réside dans le fait que son corps, en forme de cylindre tronqué en haut, semble pourvu d'une valve operculaire qui, en se rabattant sur les orifices, peut les fermer un peu comme chez les Lamellibranches. Mais ce n'est là qu'une fausse valve formée seulement par un repli de la tunique dure et cartilagineuse (Méditerranée, Amérique, Australie, Chine (?) (*).

Fig. 234.



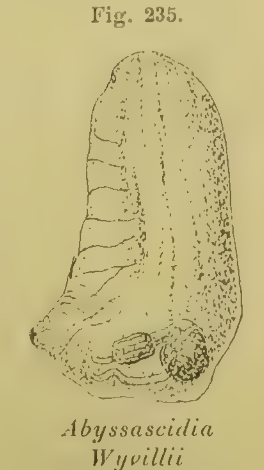
Rhodosoma (*Chevreulius callensis*) (d'ap. de Lacaze-Duthiers).

b., orifice buccal; **n.**, ganglion nerveux; **o. cl.**, orifice cloacal; **v**,. valve operculaire.

(*) Cet être a plusieurs fois reçu des noms comme forme nouvelle : C'est le *Chevreulius* de Lacaze-Duthiers, le *Schizascus* de Stimpson, le *Pera* de Macdonald (non de Stimpson), le *Peroides* de Macdonald.

Abyssascidia (Herdman) (fig. 235) est plus aberrant encore et fait le passage vers *Corella*. Il est fixé par la face ventrale; ses orifices ont, le buccal huit à douze lobes, le cloacal, situé très bas et très loin du buccal, six à huit; la lamelle dorsale est remplacée par une série de languettes dorsales et les viscères sont situés tantôt à gauche, tantôt à droite de la branchie. En outre, pour former l'anse digestive, l'intestin se recourbe au-dessous de l'estomac et non au-dessus (Sud-Ouest de l'Australie par 1.950 et 2.600 brasses).

Fig. 235.



Abyssascidia Wyvillii (d'ap. Herdman).

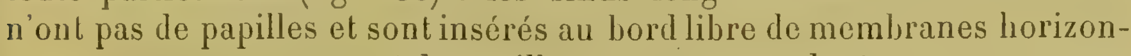
Corella (Alder et Hancock) diffère sensiblement du type décrit par trois caractères principaux. La membrane dorsale est remplacée par une rangée de languettes dorsales, les viscères sont situés au côté droit du corps, en sorte que l'animal est construit comme le symétrique d'*Ascidia* par rapport à un plan extérieur parallèle au plan sagittal; enfin, la branchie offre une structure toute particulière (fig. 236) : les sinus longitudinaux  n'ont pas de papilles et sont insérés au bord libre de membranes horizontales saillantes correspondant aux sinus transverses.

Fig. 236.



Corella japonica (d'ap. Herdman).

Sur la membrane fondamentale de la branchie, les trémas sont curvilignes et disposés en petits îlots circulaires sur une ligne spirale. Cette disposition résulte de la présence en ce point, dans l'épaisseur de la membrane branchiale, d'un canalicule sanguin spiral dont les tours sont réunis par quelques anastomoses radiaires entre lesquelles la membrane est perforée pour former les trémas. Il y a là un caractère qui rappelle celui des Molgules (Europe occidentale, Pacifique, Malaisie, Océan Indien).

Fig. 237.



Corynascidia Suhmii (d'ap. Herdman).

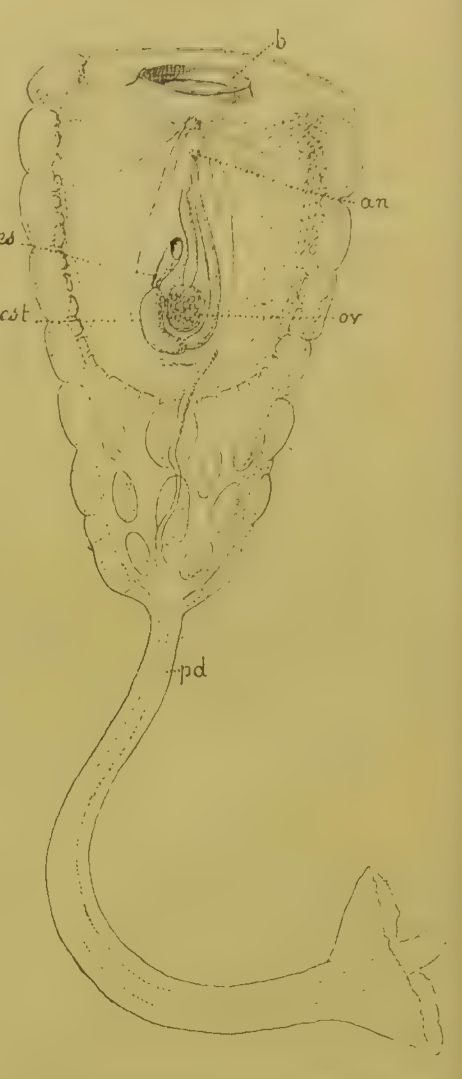
Corynascidia (Herdman) (fig. 237) se rattache au précédent, mais en diffère par sa forme longuement pédonculée, ses viscères situés le long du bord dorsal de la branchie et sa branchie faite d'un tissu très délicat avec sinus longitudinaux filiformes rattachés aux transversaux non par des membranes, mais par des canaux anastomotiques, enfin par ses trémas disposés suivant la même loi que ceux des Corella, mais beaucoup plus larges et en spirale polygonale plutôt que curviligne (Pacifique sud par 2.100 brasses et Océan Antarctique par 1.375 brasses).

Chelyosoma (Broderip et Sowerby) a ses deux orifices à six lobes, les viscères au côté gauche de la branchie, les stigmates courbes; il doit son nom à ce que son corps est recouvert de sortes d'écailles de forme polygonale définie produites par des lamelles de substance tunicale (Atlantique, Pacifique, Océan Arctique).

Hypobythius (Moseley) (fig. 238). Cette très curieuse Ascidie est connue seulement par deux exemplaires fort détériorés du *Challenger*

dont l'un mesurait près de 20 centimètres et l'autre près de 10 sans le pédoncule. La tunique est souple, transparente, renforcée de plaques plus épaisses. Le corps, conique à base supérieure, se continue en un pédoncule à peu près aussi long que lui, fixé au sol par une extrémité élargie et formé par la tunique et par un prolongement du corps, mais non de la branchie. Au centre de la base du cône tournée en haut et un peu bombée est la bouche, non lobée; l'orifice cloacal est au bord dorsal de la base. La branchie est remarquable par la simplicité de sa structure. Elle est réduite à sa membrane fondamentale, sans sinus transversaux et longitudinaux, et parcourue par un réseau irrégulier de canaux sanguins entre lesquels sont disposés sans ordre les trémas arrondis. Au bord dorsal est une membrane dorsale non découpée. Les viscères sont le long du bord dorsal du corps où le tube digestif forme une anse ouverte en haut et dans laquelle sont les glandes génitales. Le ganglion a été vu à sa place habituelle avec l'organe vibratile et la glande prénervienne. Le cœur lui-même a été reconnu au-dessous de l'estomac avec un canal partant de chacune de ses extrémités.

Fig. 238.



Hypobythius calycodes vu du côté dorsal. (d'ap. Herdman).

an., anus; **b.**, bouche; **est.**, estomac; **œs.**, œsophage; **ov.**, ovaire; **pd.**, pédoncule.

2e Sous-Ordre

CYNTHIDÉS. — *CYNTHIDÆ*

[Cynthiadées (Lacaze-Duthiers); *Cynthidæ* (Lacaze-Duthiers)]

TYPE MORPHOLOGIQUE
(Pl. 53)

Le type morphologique des Cynthidés est difficile à établir, ces êtres constituant un de ces groupes par enchaînement où les caractères qui ailleurs présentent une certaine constance, varient au contraire d'une manière continue et dans des limites très étendues. Dans bien des cas, ces caractères sont un mélange de ceux des Phallusidés et des Molgulidés, et, sauf la forme des trémas ou le rein du côté des Molgulidés et les papilles des sinus longitudinaux du côté des Phallusidés, il n'est peut-être pas un caractère de ces deux sous-ordres que l'on ne puisse retrouver chez quelque

Cynthidé. Aussi serons-nous obligés de tenir compte de ces variations dans cette esquisse descriptive.

La *forme du corps* n'a rien de bien caractéristique et ne permettrait pas de distinguer un Cynthidé d'un Phallusidé. L'animal est fixé, le plus souvent par une large base (**53**, *fig. 1*). Sa *tunique* est épaisse, coriace, irrégulière; la présence à son intérieur de prolongements palléaux vasculaires, partant de la partie inférieure du sinus sous-endostylaire, n'a pu être mise en évidence que dans un petit nombre de cas. Chez un certain nombre de genres, la *tunique réfléchie* se montre *armée* de petites *épines chitineuses* insérées sur cette tunique par une base élargie ou prolongée en une sorte de manche, et à laquelle est annexée la cellule formatrice, ces spinules sont régulièrement rangés et dressent leur pointe vers l'orifice extérieur du siphon. Les plus longs sont à l'entrée même du siphon; ils se continuent plus ou moins loin sur la surface extérieure de cet organe mais en devenant rapidement moins nombreux et moins développés. Il servent évidemment à repousser les petits animaux qui voudraient pénétrer dans la cavité pharyngienne en rampant le long des siphons. Les siphons sont l'un et l'autre à quatre lobes. La couronne tentaculaire est formée de *tentacules* plus ou moins nombreux, ordinairement de deux ou trois tailles alternes, et sont tantôt simples comme chez les Phallusidés, tantôt composés, ramifiés, comme chez les Molgulidés.

L'*endostyle* et les gouttières inférieure et péricoronale, le *ganglion* et la *glande prénervienne*, ne présentent aucun caractère spécial. Le *tubercule vibratile* est de forme variable, tantôt en simple cupule, tantôt en fer à cheval à extrémités contournées en volutes plus ou moins compliquées. La crête dorsale est le plus souvent en *membrane* continue (**53**, *fig. 2*), mais parfois formée de *languette* ou d'une membrane découpée en languettes au bord libre. La *branchie* est toujours plissée (**53**, *fig. 2*), et le nombre de ses plis varie (les deux côtés compris) de un à seize ou dix-sept, mais le plus souvent il y en a quatre ou sept de chaque côté. Les sinus transverses d'ordre supérieur au premier peuvent suivre les sinuosités des replis, tandis que ceux de premier ordre passent comme un pont sur leurs intervalles et les rendent indéplissables. C'est de ces sinus de premier ordre que partent les trabécules vasculaires pariéto-branchiaux. La membrane fondamentale de la branchie plonge en tout cas jusqu'au fond des plis dans toute leur longueur et ses trémas sont simples, rectilignes et verticaux.

Le *tube digestif* (**53**, *fig. 3*), prend origine au bord dorsal de la branchie un peu au-dessus de son fond et forme une anse située du côté gauche, puis revient s'ouvrir à peu près sur la ligne médiane plus haut que l'œsophage, dans le cloaque. Les détails de sa conformation, la forme de sa courbure, la forme de l'estomac, l'état lisse ou cannelé de cet organe, la présence ou l'absence d'un foie distinct analogue à celui des Molgulidés sont des caractères variables. La présence d'une

côte intestinale ou typhlosolis est très fréquente. Mais en tout cas le tube digestif est très saillant, presque libre dans la cavité péribranchiale gauche, rattaché à la paroi du corps par un étroit mésentère qui même peut laisser entièrement libre une partie assez étendue du rectum. Il y a toujours une *glande pylorique* normale.

Il existe fréquemment, appendues à la face externe de la cavité péribranchiale, des *vésicules pariétales*, sortes de petits sacs oblongs (**53**, *fig.* 2 et 8), insérés sur la paroi par un pédicule rétréci. Ces vésicules sont volumineuses et nombreuses, garnissant tous les points qui ne sont pas occupés par le tube digestif ou les organes génitaux. Leur cavité communique avec le cœlome et est pleine de sang. Elles paraissent avoir pour fonction principale de soulever la branchie et de l'empêcher de s'appliquer contre la paroi externe de la cavité péribranchiale, ce qui gênerait le cours de l'eau dans cette cavité. Peut-être jouent-elles un rôle accessoire dans la respiration.

Le *cœur*, vasculiforme et très allongé, contenu dans le péricarde où il s'est invaginé, est situé du côté droit et s'étend de la région cardiaque de l'estomac, auquel il envoie une artère ramifiée sur ses parois, au sinus sous-endostylaire dans lequel il se jette vers son tiers inférieur. Les *sinus* sous-endostylaire, péricoronal, branchiaux, pariéto-branchiaux et dorsal ont la disposition ordinaire; ce dernier se continue en bas par un artère intestinale dont les ramifications se mettent en rapport sur l'estomac avec celles de l'artère stomacale venue du cœur (**53**, *fig.* 7), et forme par là le cercle vasculaire. Dans la paroi du corps, des lacunes, en communication avec les sinus, serpentent dans tous les interstices.

La *glande prénervienne* et le *système nerveux* présentent la disposition habituelle ([1]).

Le *rein* ne forme aucune accumulation distincte comparable à celle des Molgulidés.

Les *organes génitaux* ne se prêtent à aucune description générale, tant ils sont variables chez tous les genres. On trouve toutes les dispositions, depuis un ovaire unique impair, situé alors à droite et entouré de follicules testiculaires, jusqu'à de nombreuses papilles sexuelles répandues sur toute la face pariétale de la cavité péribranchiale et formées d'un petit ovaire central entouré de follicules spermatiques (**53**, *fig.* 8), en passant par une disposition moyenne où les organes sont pairs et symétriques, au nombre de deux pour chaque sexe.

En raison de cette inconstance des caractères, nous diviserons le sous-ordre en deux tribus pour lesquelles il nous sera possible de décrire un type morphologique un peu plus précis, sauf toutefois pour les organes génitaux dont la variabilité s'étend jusqu'aux genres.

Cette description pourra d'ailleurs être très brève, puisqu'il suffira

---

([1]) Cependant, chez *Cynthia* et chez *Boltenia*, la glande a été trouvé parfois par Metcalf [95] dorsale par rapport au ganglion.

qu'elle définisse la combinaison réalisée des caractères dont les divers modes ont été décrits dans le type du sous-ordre.

Ces tribus sont les suivantes :

Styelina, corps sessile, tentacules simples, branchie à quatre plis au plus, estomac bien délimité, presque toujours cannelé, sans foie distinct;

Cynthina, corps sessile ou pédonculé, tentacules ramifiés, branchie ayant quatre plis au moins, le plus souvent six à huit, estomac lisse formant un renflement peu sensible, muni d'un foie distinct.

1re Tribu

STYELINES. — *STYELINA*

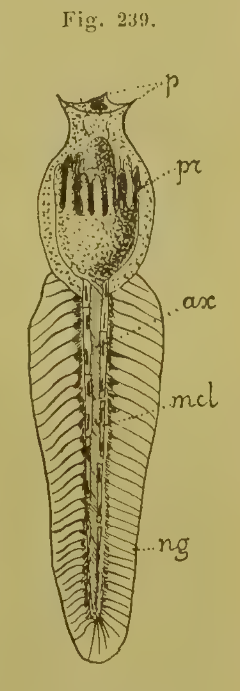
[*Styelinæ* (Herdman)]

TYPE MORPHOLOGIQUE

C'est un Cynthidé de taille ordinairement plus petite et à tunique moins épaisse, moins coriace que chez les Cynthines ([1]). Les *tentacules* sont simples et filiformes; il y en a parfois un cercle à la base du siphon cloacal. Le *sillon péricoronal* est moins développé et le *tubercule vibratile* de forme plus simple, non convoluté. La *branchie* a quatre plis (jamais plus, parfois moins, et le nombre quatre est le plus fréquent et le plus caractéristique); son bord dorsal est toujours ([2]) orné d'une *lamelle* et non de languettes. Le *tube digestif* est relativement court et l'anse intestinale, très ouverte, ne remonte pas haut sur le flanc de la branchie. L'estomac nettement délimité est presque toujours cannelé. A son intérieur règne un profond sillon longitudinal cilié. L'anus est découpé en élégants festons. Les *vésicules pariétales*, tout à fait exceptionnelles chez les *Cynthina*, sont ici toujours présentes. Quant aux organes génitaux, ils sont si variables que l'étude des genres pourra seule nous faire connaître leurs diverses dispositions.

Dans le développement, signalons seulement que la larve (fig. 239), développée d'ordinaire dans une *cavité incubatrice* dépendant du cloaque, ressemble beaucoup à celle des *Didemnidæ* ou des *Botryllidæ*. Elle présente les mêmes papilles adhésives, mais très réduites comme chez les *Botryllidæ*, et des diverticules tunicaux en couronne.

Fig. 239.



Larve de *Styela glomerata* au moment de l'éclosion (d'ap. Lahille).

ax., cellules axiales; **mcl.**, cellules musculaires; **ng.**, nageoire caudale; **p.**, organe fixateur; **pr.**, prolongements ectodermiques.

([1]) Certains *Polycarpa* font cependant exception.

([2]) Sauf chez *Styela bythia* (Herdman).

GENRES

Styela (Mac Leay) (**53**, *fig.* 2 et fig. 240 à 243) est caractérisé par ses ovaires formant un petit nombre de longs boudins onduleux situés plus

Fig. 240.



Coupe transversale de l'intestin et de l'estomac de *Styela* passant par le cul-de-sac qui termine la gouttière stomacale (d'ap. de Lacaze-Duthiers et Y. Delage).

Fig. 241.



Coupe transversale de l'intestin, montrant les cul-de-sacs terminaux de la glande pylorique de *Styela* (d'ap. de Lacaze-Duthiers et Y. Delage).

ou moins symétriquement des deux côtés du corps. Les testicules sont disposés sur les bords des ovaires, principalement du côté ventral, sous la forme de tubercules ou de papilles ovoïdes qui paraissent ne s'ouvrir au dehors qu'à la maturité par rupture, tandis que l'oviducte a un orifice défini, permanent (Presque toutes les mers).

Fig. 242.



Coupe de la partie terminale de la gouttière stomacale de *Styela*; au-dessus et à droite se voit la coupe du canal collecteur de la glande pylorique (d'ap. de Lacaze-Duthiers et Y. Delage).

Fig. 243.



Région où le canal collecteur se jette dans la gouttière stomacale de *Styela* (d'ap. de Lazaze-Duthiers et Y. Delage).

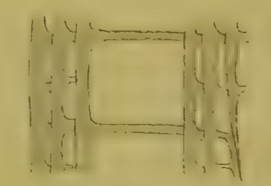
Alderia (Lahille) ne semble pas distinct du précédent ;

Glandula (Stimpson) pourrait être défini un *Styela* à trémas de Molgule ; ses boudins ovariques sont au nombre de cinq à droite et trois à gauche (Côtes atlantiques de l'Amérique du Nord) ;

Dendrodoa (Mac Leay) est un *Styela* à ovaire unique situé à droite (Océan Arctique) ;

Styelopsis (Traustedt) n'a aussi qu'un ovaire unique, allongé à droite, le long de la cloison sous-endostylaire ; les testicules forment sur les côtés de l'ovaire de petits follicules ovoïdes d'où naissent des canaux déférents qui vont s'ouvrir par petits groupes le long du bord libre de l'ovaire ; en outre, sa branchie n'a qu'un pli unique, impair, situé à droite près du bord dorsal, les vaisseaux longitudinaux sont peu nombreux et irrégulièrement distribués comme s'ils avaient quelque tendance à se serrer en petits groupes comparables à ceux des plis branchiaux (Côtes occidentales de l'Europe).

Fig. 244.



Branchie de *Bathyoncus mirabilis* (d'ap. Herdman).

Bathyoncus (Herdman) (fig. **244**) a un ovaire de chaque côté du corps ; sa branchie a les plis peu marqués et les mailles des sinus longitudinaux et transverses sont librement ouvertes, non pourvues, comme d'ordinaire, d'une

membrane fondamentale percée de trémas (Pacifique par 1.600 à 3.125 brasses. C'est le Tunicier le plus profondément abyssal qui ait été recueilli);

Pelonaia (Forbes et Goodsir) n'a point du tout de plis branchiaux (Côtes occidentales de l'Europe).

Styeloides (Sluiter) n'aurait ni sac branchial ni tube digestif, mais il se pourrait bien qu'il s'agît là d'un exemplaire monstrueux ou altéré (Malaisie).

Polycarpa (Heller) (**53**, *fig. 1, 3, 7* et *8* et fig. 245 à 248) diffère de *Styela* par ses organes reproducteurs disséminés sur toute l'étendue de la face externe des deux cavités péribranchiales. Les ovaires forment de petites masses ovoïdes sessiles, déterminant sur la paroi une saillie plus ou moins accentuée selon leur état de plénitude; leur petite extrémité est tournée vers le cloaque et porte un court oviducte dressé, librement ouvert au sommet. Autour de chaque ovaire est un cercle de petits follicules testiculaires piriformes, émettant chacun un spermiducte qui se joint aux voisins et donne naissance à un court canal déférent commun qui s'ouvre à la face libre de l'ovaire plus loin du bout que l'oviducte (¹) (Très nombreuses espèces dans toutes les mers).

Fig. 245.



Epithélium intestinal et cœcums terminaux de la glande pylorique de *Polycarpa glacialis* (d'ap. de Lacaze-Duthiers et Y. Delage).

Fig. 246.



Coupe transversale de l'intestin de *Polycarpa glacialis* (d'ap. de Lacaze-Duthiers et Y. Delage).

Fig. 247.



Coupe au niveau de l'orifice du canal de la glande pylorique de *Polycarpa glacialis* (d'ap. de Lacaze-Duthiers et Y. Delage).

Fig. 248.



Coupe transversale de la région pylorique de l'estomac de *Polycarpa glacialis,* montrant les replis de la muqueuse stomacale et la gouttière pylorique (d'ap. de Lacaze-Duthiers et Y. Delage).

Heterocarpa (Lacaze-Duthiers et Yves Delage) n'a de chaque côté que trois plis branchiaux et fort peu accentués et ses organes génitaux sont tout autrement constitués que ceux des autres Tuniciers. Les ovaires sontdans la cavité péribranchiale droite et les testicules dans celle du côté gauche. Les uns et les autres, au nombre de huit à dix,

(¹) Cette disposition fondamentale est sujette à de nombreuses variantes. En particulier, les ovaires peuvent se fusionner en longs boudins qui sillonnent toute la surface d'un réseau à mailles étroites dans lesquelles s'insèrent les *vésicules pariétales* (*P. varians*).

situés du côté ventral, ont la forme de gros follicules sphériques, très saillants à maturité dans la cavité péribranchiale et sessiles, mais rattachés à la paroi par un mince mésentère membraneux; les ovaires sont munis d'un large et court oviducte en trompette partant de leur base, les testicules d'un spermiducte filiforme partant de leur sommet. Les individus sont réunis par petits groupes et adhérents les uns aux autres par leur base comme s'ils étaient nés par bourgeonnement, mais on ne voit aucun indice bien net d'un pareil mode de formation (Manche, à Roscoff) (*);

Stolonica (Lacaze-Duthiers et Yves Delage) a trois plis branchiaux à droite et deux à gauche. Ses organes génitaux forment de petits groupes étoilés le long du bord ventral, à droite et à gauche de la cloison sous-endostylaire. Les plus inférieurs de la rangée de gauche sont hermaphrodites, formés d'un ovaire et d'un oviducte semblables à ceux du genre précédent, mais flanqués d'un petit groupe de follicules spermatiques d'où part un spermiducte filiforme. Les autres masses génitales semblent réduites à la partie testiculaire des groupes hermaphrodites, mais il serait possible qu'une partie femelle s'y développât (au moins dans certains d'entre eux) à un certain moment.

Les prolongements palléaux, au nombre de quatre au moins, sont très évidents; ils partent de l'extrémité inférieure du corps.

Les individus sont, ici aussi, groupés d'une manière analogue au genre précédent (**) (Manche, à Roscoff).

2e Tribu

CYNTHINES. — *CYNTHINA*

[*Cynthiinæ* (Herdman) + *Bolteniinæ* (Herdman)]

TYPE MORPHOLOGIQUE

L'animal réalise la combinaison de caractères des *Cynthidæ* inverse de celle qui caractérisait le type de la précédente tribu. La taille est généralement plus grande, la tunique plus épaisse et plus coriace.

Le *corps*, pédonculé chez *Boltenia* et les genres voisins est, partout ailleurs, sessile. Les *tentacules* sont ramifiés; la *branchie* a plus de quatre plis (sauf dans le genre *Forbesella* où il y en a quatre seulement); son bord dorsal est orné normalement de languettes, rarement d'une lamelle continue (*Microcosmus*). L'*estomac* forme un renflement peu sensible; il n'est pas cannelé, mais un *foie* multilobé, très évident, lui est annexé; l'intestin est long et forme une anse très fermée qui remonte haut le long de la branchie. Les vésicules péribranchiales normalement absentes sont très peu développées quand par hasard elles existent (*Cynthia sigillata*); les *organes génitaux*, assez variables dans le détail,

---

(*) Nous avons discuté (Lacaze-Duthiers et Yves Delage [92]) la synonymie de ce genre avec les genres *Polystyela* et *Synstyela* de Giard.

(**) Dans l'ouvrage où ce genre a été établi (Lacaze-Duthiers et Yves Delage [92]), leurs auteurs l'ont donné comme se reproduisant par bourgeonnement ce qui, d'après les critériums différentiels adoptés ici, nous obligerait à le placer parmis les Synascidies. Mais je me demande aujourd'hui si l'échantillon récolté et dessiné par l'un des deux auteurs du genre appartient bien à la même forme que ceux qui ont été disséqués et représentés par son collaborateur, et, pour tout dire, je pense aujourd'hui qu'il doit être différent. Comme c'était le seul sur lequel la blastogénèse fût évidente, je pense que la forme disséquée est seule une vraie *Styelina*, non bourgeonnante. Bien que, dès lors, le nom de *Stolonica* ne lui convienne guère, il faut le lui conserver, la forme qui donne des stolons n'étant connue que par un dessin d'extérieur.

Si la chose nous est possible, nous tenterons de trancher la question taxonomique soulevée ici par une nouvelle étude des échantillons.

ont tendance à se disposer des deux côtés du corps en deux masses hermaphrodites, s'ouvrant chacune au cloaque par deux canaux, un pour chaque sexe.

GENRES

Cynthia (Savigny) (**53**, *fig.* 4 et 6 et fig. 249 et 250) a six à douze plis à la branchie dont le bord dorsal est orné de languettes ou d'une membrane découpée en languettes au bord libre, mais jamais d'une membrane entière. Les organes génitaux forment de chaque côté deux masses mâle et femelle, symétriques, celle de gauche dans l'anse intestinale qui remonte très haut (Presque toutes les mers).

Fig. 249.

Coupe transversale de l'intestin de *Cynthia morus*, montrant l'épithélium intestinal et les cœcums pyloriques (d'ap. de Lacaze-Duthiers et Y. Delage).



Fig. 250.

Coupe transversale à l'endroit où débouche le canal excréteur de la glande pylorique chez *Cynthia morus ;* parsemées dans l'épaisseur de la paroi intestinale se voient les lumières des canaux de la glande (d'ap. de Lacaze-Duthiers et Y. Delage).

Rhabdocynthia (Herdman) diffère du précédent par la présence de spicules calcaires dans la tunique et dans les tissus conjonctifs du corps, en particulier dans les parois des principaux sinus vasculaires (Océans de l'hémisphère sud);

Herdmania (Lahille) n'est peut-être qu'un synonyme du précédent et dans ce cas il aurait droit à la priorité;

Microcosmus (Heller) (**53**, *fig.* 5) est un *Cynthia* dont la branchie porte au bord dorsal une lamelle continue non découpée en languettes; en outre, l'anse intestinale est empâtée dans la masse génitale gauche plutôt qu'elle ne la cerne comme dans le genre Cynthia (La plupart des mers);

Forbesella (Herdman) (fig. 251) n'a que quatre plis à la branchie de chaque côté, parfois même, à gauche, trois seulement. Il a une lamelle dorsale découpée dans presque toute sa largeur en fines languettes; ses orifices sont très écartés; il est fixé par presque toute sa face ventrale; enfin, il est couvert de nodosités saillantes de substance tunicale qui dessinent sur sa tunique des figures polygonales (Côtes occidentales de l'Europe).

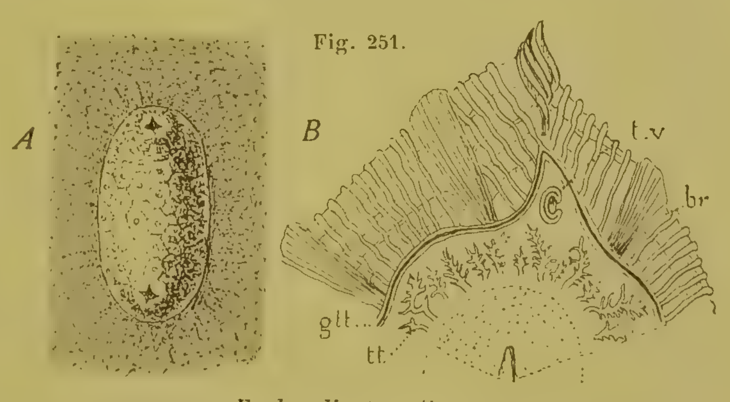


Fig. 251.

Forbesella tessellata.
A, extérieur; *B*, portion de l'orifice branchial interne (d'ap. de Lacaze-Duthiers et Y. Delage).
br., branchie; **gtt.**, gouttière coronale; **tt.**, couronne tentaculaire; **t. v.**, tubercule vibratile.

Boltenia (Savigny) (fig. 252) a la structure d'un *Cynthia*, mais il en diffère par un long et mince pédoncule qui part d'un point quelconque de la face ventrale, parfois au niveau même de l'orifice buccal et va, d'autre part, se fixer par une extrémité un peu élargie à quelque corps immergé. Ce pédoncule est plein, formé uniquement par un prolongement de la tunique. A son extrémité adhérente au corps, il reçoit cependant un court prolongement conique de la paroi du corps, qui se loge dans une cavité de cette extrémité légèrement évasée. Mais la branchie ni même la cavité péribranchiale ne s'étendent dans le diverticule, en sorte qu'en somme ce pédoncule ne retentit que d'une manière insignifiante sur la structure du corps (Atlantique nord, Australie, mers arctiques).

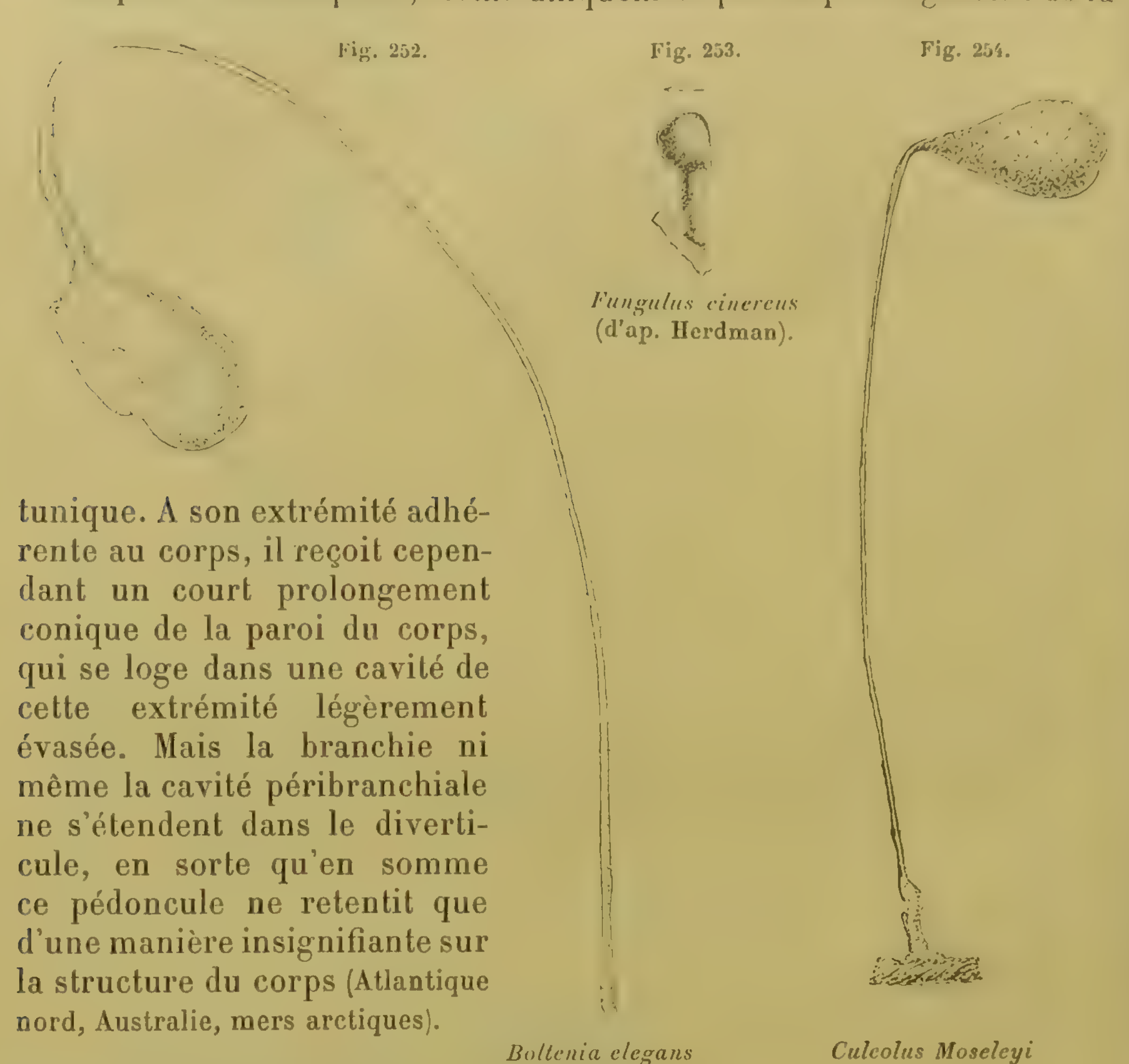


Fig. 252. *Boltenia elegans* (d'ap. Herdman).

Fig. 253. *Fungulus cinereus* (d'ap. Herdman).

Fig. 254. *Culeolus Moseleyi* (d'ap. Herdman).

Cystingia (Mac Leay) est une Bolténie à pédoncule très court, sans trémas vrais : la branchie qui a environ quatorze plis n'a point, dans les larges mailles formées par les sinus longitudinaux très espacés et les sinus transverses, de membrane fondamentale percée de trémas (Mers arctiques);

Fungulus (Herdman) (fig. 253) a la branchie conformée d'une manière semblable; son pédoncule, qui part de l'extrémité supérieure, est court aussi, mais ses orifices sont, le branchial triangulaire, le cloacal bilabié, et sa branchie porte au bord dorsal une membrane dorsale entière (Océans de l'hémisphère sud, par 1.600 brasses);

Culeolus (Herdman) (fig. 254) est conformé comme le précédent, mais son pédoncule, attaché aussi à l'extrémité supérieure du corps, est large et mince; sa branchie, dépourvue aussi de trémas vrais, a des languettes au bord dorsal et le long de l'endostyle et des principaux sinus; ses tissus sont bourrés de spicules calcaires (Atlantique et Pacifique).

3e Sous-Ordre

MOLGULIDÉS. — *MOLGULIDÆ*

[Molgulides; — *Molgulidæ* (Lacaze-Duthiers)]

TYPE MORPHOLOGIQUE

(Pl. 54 et fig. 255)

La *forme* est celle d'un ovoïde court différant peu de la sphère (54, *fig.* 1 et 2). Les deux *siphons* sont situés, l'inspirateur (*b.*) au pôle supérieur, l'expirateur (*o. cl.*), un peu plus bas sur le méridien dorsal. Le premier a six lobes, le second quatre. L'animal n'est pas fixé comme les autres Monascides à quelque rocher; il vit libre dans le sable et cette condition retentit d'une manière remarquable sur les caractères de sa tunique. Les irrégularités de forme, les gros festons radicoïdes qui s'étendent en général autour de la surface de fixation pour l'élargir n'ont plus leur raison d'être ici; aussi la forme de la tunique est-elle beaucoup plus régulière. Mais ne pouvant se fixer à des supports volumineux, il s'attache aux grains de sable, graviers, coquilles brisées qui l'entourent et développe pour cela des prolongements radicoïdes en rapport avec la nature et la distribution des points d'attache, c'est-à-dire très fins et répartis sur toute la surface du corps (sauf, bien entendu, la région des orifices) (54, *fig.* 1 et 2, *fl.* et fig. 255). En fait, ces grains de sable étant beaucoup plus petits que son corps, on doit dire qu'il les attache à lui et s'en recouvre pour s'abriter, mais morphologiquement ils représentent les supports des autres Ascidies et les *filaments radicoïdes* qui les agglutinent correspondent aux ramifications du pied des Clavelines ou aux larges festons radicoïdes des Ascidies simples. Ces filaments sont fins, longs, ramifiés; ils fixent les grains de sable par simple adhérence sans ventouse ou autre disposition spéciale. Ils sont très nombreux, forment tout autour du corps un fin chevelu très fourni, et sont parcourus par un double canalicule sanguin en communication avec le système vasculaire de la paroi du corps par l'intermédiaire de deux *prolongements palléaux* partant des extrémités supérieure et inférieure du sinus sous-endostylaire et qui se ramifient dans toute la tunique avant d'arriver aux filaments radicoïdes où ils se terminent.

Fig. 255.

Filaments de la tunique de *Molgula* (*Anurella*) *Roscovita* montrant les élargissements fixant les grains de sable (d'ap. de Lacaze-Duthiers).

La disposition des organes intérieurs n'est pour chacun d'eux que la

réalisation d'une des nombreuses variantes que nous avons déjà rencontrées, mais par leur ensemble et les conditions de leur structure, ils font de ce type le représentant le plus hautement organisé du groupe des Tuniciers [1].

La *couronne tentaculaire* est formée d'un nombre modéré (ordinairement 12 ou 24) de tentacules composés, très ramifiés, de deux ou trois tailles régulièrement alternes (54, *fig.* 3, *tt.* et *fig.* 5). La gouttière péricoronale et l'endostyle ne présentent rien de particulier; le *tubercule vibratile* (54, *fig.* 3, *t. v.*) a la forme d'un C à extrémités enroulées en dedans; la crête dorsale (*l. drs.*) est à *bandelettes* la gouttière inférieure (*gt. i.*) peu développée plonge en spirale dans l'orifice œsophagien (*o. œs.*) situé non tout au fond de la *branchie*, mais à une certaine hauteur sur son bord dorsal. La branchie présente une structure caractéristique. Elle est plissée comme chez certains Cynthidés, les plis au nombre de 5 à 7 (ordinairement 7) de chaque côté vont de la gouttière coronale au pourtour de l'aire œsophagienne; ils sont formés par les sinus longitudinaux, tandis que les sinus transversaux (au moins ceux de premier ordre) passent directement sur eux et s'opposent à ce que le pli puisse s'effacer. La membrane fondamentale, au lieu d'accompagner (comme chez les Cynthidés à replis) le repli dans toute sa hauteur, n'envoie à son intérieur qu'une rangée longitudinale de diverticules séparés par les sinus transversaux, car étant attachés à ces sinus au point où ils franchissent le repli comme un pont, ils sont empêchés en ce point de plonger dans le repli. Dans ces diverticules ou *saccules branchiaux*, les *trémas* sont courbes et disposés plus ou moins nettement en lignes spirales (54, *fig.* 1 et 2, *br.*); dans les intervalles plans des replis, ils sont disposés sans grande régularité.

Les sinus longitudinaux ne portent pas de papilles vasculaires saillant intérieurement. Des tractus pariéto-branchiaux vasculaires relient les sinus transverses à la paroi du corps.

Le *tube digestif* (54, *fig.* 2) est situé tout entier à gauche de la branchie et fait à peine saillie dans la cavité péribranchiale correspondante, étant profondément engagé dans le schizocœle. L'œsophage très court se porte vers l'estomac (*est.*) qui est allongé à peu près horizontalement. Il en part un intestin cylindrique qui monte sur le flanc gauche jusque vers le tiers supérieur de la branchie, et là se recourbe, formant une anse qui redescend vers l'estomac, entièrement accolée à l'anse ascendante; arrivée à l'estomac, elle remonte enfin vers le cloaque où elle se termine près de la ligne médiane par un anus festonné. A l'estomac est annexé un *foie* (*f.*) distinct, à plusieurs lobes.

Les cellules, ordinairement éparses, qui précipitent en elles les pro-

[1] L'organisation de la Molgule est connue grâce à un remarquable mémoire de Lacaze-Duthiers auquel nous empruntons la plupart de ces détails et auquel les recherches ultérieures n'ont à peu près rien changé malgré la date assez reculée à laquelle il remonte.

duits d'excrétion sous la forme de concrétions urinaires sont ici condensées en un *rein d'accumulation* massif (**54**, *fig. 1*, *nph.*), situé du côté droit, en face de la partie moyenne de l'anse intestinale.

Le *cœur* (*cœr.*), vasculiforme et contenu dans son péricarde, est situé à droite entre le rein et la glande génitale correspondante. Dans leurs dispositions générales, les *sinus vasculaires* ont la disposition ordinaire, mais ils sont remarquables, sur les viscères et dans la paroi du corps, par un aspect vasculiforme plus accentué encore que dans les types précédents. Même Lacaze-Duthiers les considère comme de véritables vaisseaux artériels et veineux unis, en certains points au moins, par de vrais capillaires. Nous avons vu que les *prolongements palléaux* vasculaires s'étendent jusqu'aux extrémités des arborisations radicoïdes qui agglomèrent les grains de sable.

Les glandes génitales sont paires et formées de chaque côté d'un *ovaire* massif (**54**, *fig. 1*, *2* et *4*, *ov.*) entouré d'une bordure de *follicules testiculaires* (*tes.*). La masse génitale est située à droite contre le rein, au côté dorsal et supérieur de celui-ci, à gauche dans la concavité de la courbure intestinale, non dans l'anse de cette courbure puisque les deux branches de l'anse se touchent, mais dans une concavité ouverte en haut que forment ensemble les deux branches de l'anse. L'ovaire est une glande sacciforme (**54**, *fig. 4*, *ov.*), et se continue jusqu'au cloaque par un oviducte unique qui se termine en face de celui du côté opposé, sensiblement plus haut que l'orifice anal. Les follicules testiculaires (**54**, *fig. 4*, *tes.*) s'ouvrent chacun isolément par un court spermiducte couché sur la surface de l'ovaire correspondant.

Le *système nerveux* et la *glande prénervienne* n'offrent rien de particulier[1]. Il peut exister entre les lobes buccaux des taches oculiformes, mais leur nature sensitive n'est point démontrée.

Chez certains Molgulides (*Anurella*), l'embryon ne forme pas de queue et la larve est *anoure*. A la place de la queue, on trouve dans le schizocœle un amas de réserves nutritives qui représente peut-être les substances non utilisées pour la formation de la queue et doivent dans ce cas être comparées à l'éléoblaste des *Thaliæ* et du Pyrosome. Sur les côtés du corps, se forment de curieux prolongements ectodermiques qui se rétractent sans avoir servi ni à la fixation ni à quoi que ce soit que l'on puisse reconnaître. Pour le reste, le développement, quoique très abrégé, est conforme à celui du type des *Ascidiæ*.

GENRES

Molgula (Forbes) correspond à peu près exactement au type morphologique décrit. Il est caractérisé génériquement par sa forme subglobuleuse, sa branchie à sept (rarement 6) plis méridiens, ses trémas à dis-

---

(1) La glande a cependant été trouvée par Metcalf (95) dorsale par rapport au gangion.

position spirale un peu confuse, son tube digestif situé à gauche, ses organes génitaux pairs et son rein bien évident placé du côté droit (Presque toutes les mers).

Anurella (Lacaze-Duthiers) ne s'en distingue par aucun caractère anatomique, mais ses larves sont anoures (Manche);

Gymnocystis (Giard) n'est guère qu'une espèce de Molgule à tunique lisse et cartilagineuse (Europe occidentale, Méditerranée);

Pera (Stimpson *nec* Macdonald) peut être défini une Molgule à branchie pourvue de cinq plis seulement (Atlantique et mers arctiques[1]);

Ctenicella (Lacaze-Duthiers) a les siphons branchial et cloacal laciniés et le siphon cloacal muni d'une valve bilobée; les trémas sont spiraux et la lamelle dorsale est découpée en languettes au bord libre. Pour le reste, c'est une Molgule (Manche et Méditerranée);

Lithonephrya (Giard) n'est sans doute pas un vrai genre : il ne diffère de *Ctenicella* que par la présence dans le rein d'une grosse concrétion brune;

Fig. 256.



Eugyra Kerguelenensis (d'ap. Herdman).

Eugyra (Alder et Hancock) (fig. 256), a la branchie non plissée, mais pourvue cependant de diverticules sacciformes en rangées longitudinales, avec trémas à disposition spirale régulière; les organes génitaux sont impairs et situés à gauche comme le tube digestif (Europe occidentale, Méditerranée, Amérique, Malaisie, mers arctiques).

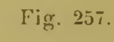
Eugyriopsis (Roule) est Molgule par la branchie, *Eugyra* par les organes sexuels (Côtes de Provence).

Paramolgula (Traustedt) est au contraire *Eugyra* pour la branchie, Molgule par les organes génitaux (Détroit de Magellan).

Bostrichobranchus (Traustedt) ne diffère d'*Eugyra* que par ses infundibulums branchiaux se terminant chacun en plusieurs diverticules en tire-bouchon (Côtes américaines de l'Atlantique nord).

Gamaster (Pizon) à la branchie comme *Eugyra*, mais il en diffère par l'absence d'organes génitaux du côté gauche occupé par l'anse digestive. Ces organes situés du côté droit, comprennent un ovaire en forme de cordon qui va s'ouvrir dorsalement au haut du cloaque et un testicule formé de douze follicules coniques, convergents vers un centre au niveau duquel ils s'ouvrent isolément dans la cavité péribranchiale, ramifiés dichotomiquement à l'extrémité opposée en six à huit branches, ce qui donne à l'ensemble l'aspect d'une étoile, d'où le nom du genre (6 à 8^{mm}, Dakar).

Fig. 257.





Ascopera pedunculata (d'ap. Herdman).

Ascopera (Herdman) (fig. 257) est piriforme et pédonculé; il est fixé par le pédoncule, et la tunique entièrement dépourvue de filaments radiciformes ne fixe pas de grains de sable; la branchie a sept plis mais pas d'infundibulum, et ses trémas sont rectilignes; pour le reste la conformation diffère peu de celle des Molgules (Ile Kerguelen).

Les Tuniciers n'ont point laissé de reste fossiles.

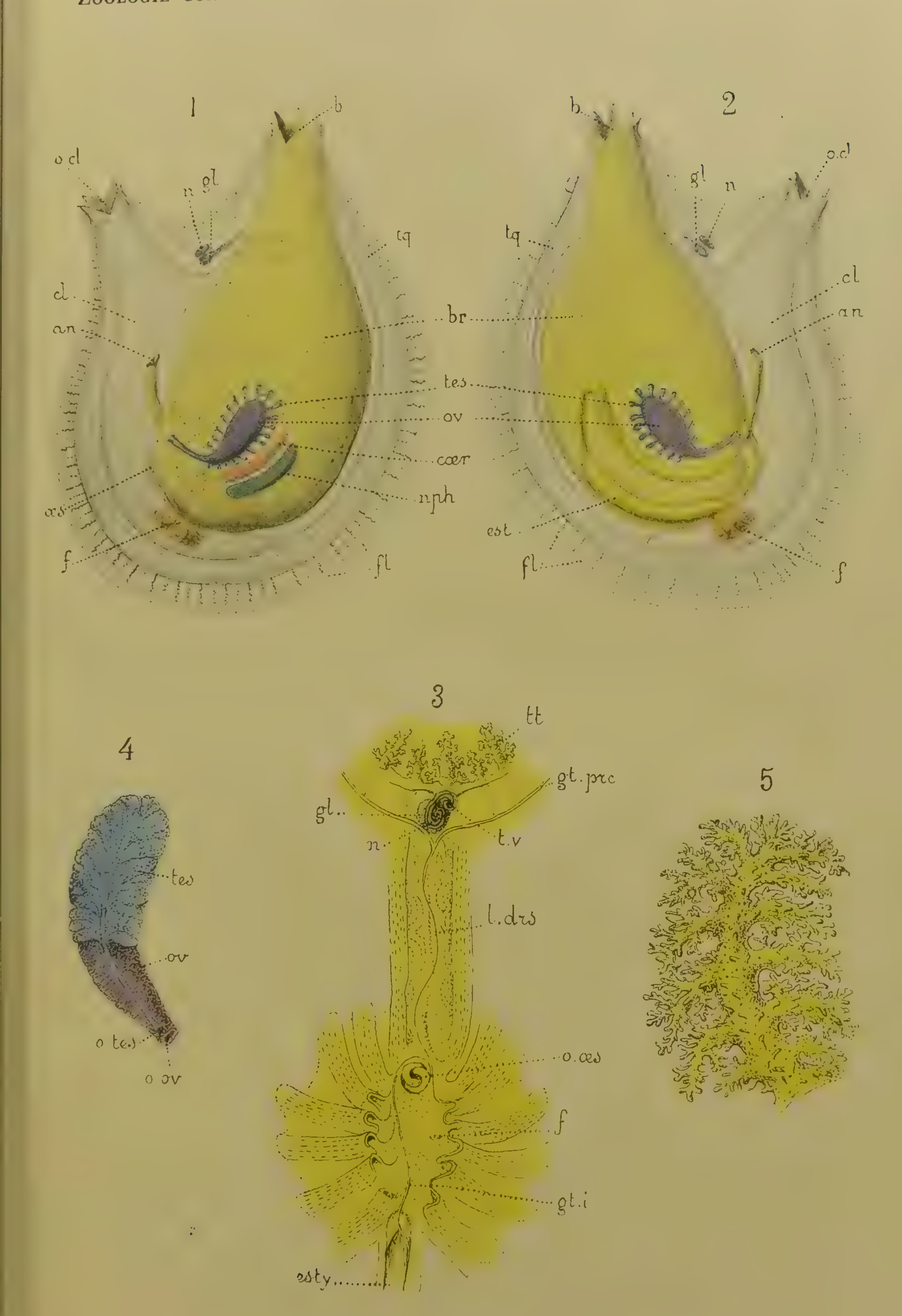
Pl. 54.

MOLGULIDÆ

(TYPE MORPHOLOGIQUE)

an., anus;
b., orifice du siphon supérieur;
br., branchie;
cl., cloaque;
cœr., cœur;
est., estomac;
esty., endostyle;
f., foie;
fl., filaments radicoïdes;
gl., glande prénervienne;
gl. i., gouttière inférieure;
gt. prc., gouttière péricoronale;
l. drs., lame dorsale de la branchie;
n., ganglion nerveux;
nph., néphridie;
o. cl., orifice du cloaque;
œs., œsophage;
o. œs., orifice œsophagien;
o. ov., orifice de l'oviducte;
o. tes., orifice mâle;
ov., ovaire;
tes., testicule;
tq., tunique;
tt., tentacules;
t. v., tubercule vibratile.

Fig. 1. Ensemble de l'organisation vu du côté droit (Sch.).
Fig. 2. Ensemble de l'organisation vu du côté gauche (Sch.).
Fig. 3. Portion dorsale de la cavité branchiale et gouttière inférieure allant de l'endostyle à l'orifice œsophagien (d'ap. de Lacaze-Duthiers).
Fig. 4. Glande génitale de ***Molgula socialis*** (d'ap. de Lacaze-Duthiers).
Fig. 5. Un des gros tentacules de la couronne tentaculaire de ***Molgula socialis*** (d'ap. de Lazaze-Duthiers).


1
2
3
4
5
b
o.cl
gl
n
tq
cl
an
br
tes
ov
cœr
nph
œs
f
fl
est
tt
gt.prc
gl
n
t.v
l.drs
o.œs
gt.i
esty
o tes
o ov

LES PROCORDÉS

CONSIDÉRÉS DANS LEUR ENSEMBLE

La question des affinités présente à l'égard des Procordés une importance et une difficulté toutes particulières. L'importance est incontestable puisque c'est dans ce groupe que l'on a cherché le chaînon mystérieux unissant les Vertébrés aux animaux sans vertèbres, ces deux branches maîtresses de l'arbre généalogique, que l'on ne sait encore où rattacher à un tronc commun. La difficulté, surabondamment prouvée par le nombre des travaux et des théories contradictoires, relatifs au sujet, résulte de ce que les traits de structure caractéristiques des Vertébrés dont on trouve les rudiments chez les Procordés, se montrent chez eux si intimement unis à des caractères d'Invertébrés que l'on se demande s'ils ne résultent pas d'une convergence cœnogénétique, s'ils ne sont pas l'expression d'une ressemblance superficielle et de hasard, nous donnant l'illusion d'une parenté qui n'aurait rien de réel.

Pour avoir l'idée de l'extrême divergence des opinions émises sur les affinités des Procordés, il suffit de rappeler que les groupes auxquels on les a rattachés, comprennent *la totalité* du règne animal. Laissons de côté les Protozoaires, origine commune de tous les êtres à leur stade unicellulaire et énumérons les embranchements successifs dans leur ordre zoologique.

Cœlentérés. — Masterman voit dans les cavités cœlomatiques du Balanoglossus, le dérivé direct des cavités radiaires d'un Hydropolype primitif et rattache par là cet animal, ainsi que nos Axobranches présentant le même caractère, aux Cœlentérés sous le nom d'*Archicœlomata.*

Echinodermes. — L'étonnante ressemblance de la larve *Tornaria* du *Balanoglossus* avec la larve *Auricularia* des Holothuries, a autorisé un rapprochement avec les Echinodermes.

Vers. — Chacun connaît les théories célèbres de Semper, de Balfour, de van Beneden et Julin, de Dohrn et de Hubrecht rattachant les premiers aux Annélides, le dernier aux Némertes, les Vertébrés primitifs et par suite l'*Amphioxus.* En outre, Spengel ne veut voir dans le *Balanoglossus* qu'un Annélide présentant quelques particularités d'organisation.

Articulés. — L'idée déjà ancienne et soutenue depuis longtemps par Gaudry que les Articulés sont les ancêtres des Vertébrés, a été élevée par

Patten et par Gaskell à la hauteur d'une théorie complète avec laquelle il faut d'autant plus compter qu'elle a pour elle ce qui manque un peu aux autres, un appui paléontologique. Or cette théorie s'applique implicitement au moins à l'*Amphioxus*.

Mollusques. — On sait que de Lacaze-Duthiers, d'accord avec Cuvier, considère l'Ascidie comme un Acéphale lamellibranche totalement enfermé dans la double enveloppe de son manteau et de ses branchies et qu'il ne désespère pas de trouver dans son système nerveux, peut-être en suivant la direction du nerf viscéral, le représentant au moins des ganglions palléo-branchiaux.

Vermidiens. — Les traits de ressemblance du *Balanoglossus* avec le *Cephalodiscus* sont si frappants que nous avons longtemps hésité à placer le premier parmi les Axobranches ou le second parmi les Procordés. L'affinité de ces deux êtres est universellement reconnue.

Vertébrés. — Enfin il est à peine besoin de rappeler que l'*Amphioxus* a été longtemps et est encore, par certains naturalistes, considéré comme un Poisson. Il présente, en effet, des traits de ressemblance incontestables avec les Cyclostomes et en particulier avec la larve Ammocète de la Lamproie.

Il y aurait donc lieu de discuter les affinités des Procordés avec tous ces embranchements, ou du moins avec ceux pour lesquels le rapprochement n'est pas trop artificiel.

D'autre part, les affinités que présentent entre eux les trois groupes des Procordés ne sont point si évidentes qu'il soit inutile de les mettre en lumière et il y aurait à discuter séparément celles du *Balanoglossus* avec l'*Amphioxus* et celles de ce dernier avec les Tuniciers.

Pour nous conformer au plan général de notre traité, nous exposerons d'abord les caractères des Procordés en suivant le plan de l'Anatomie comparée et discuterons à ce propos leurs affinités réciproques; puis nous ferons l'exposé des affinités, non du groupe dans son ensemble, mais séparément pour le *Balanoglossus*, l'*Amphioxus* et les Tuniciers avec tous les êtres auxquels on les a comparés; nous envisagerons ensuite la question de l'origine des Vertébrés et nous terminerons enfin, comme d'ordinaire, par les tableaux synoptiques des trois classes.

I

Caractères et Affinités réciproques des Procordés.

Configuration générale. — *Forme.* — Ainsi que nous l'avons fait remarquer au commencement de ce volume, il n'y a aucune conformité dans la configuration antérieure des représentants des trois classes de Procordés.

Le *Balanoglossus* avec son corps mou et allongé ressemble à un Ver et ses cils vibratiles, les mucosités qu'il sécrète, l'absence de membres et de segmentation du tronc, ses mœurs fouisseuses, sa

trompe même, bien qu'elle ne soit pas invaginable, font songer à une Némerte.

L'*Amphioxus*, malgré de grandes différences qui sautent aux yeux, donne l'impression d'un Poisson, grâce surtout à la rigidité spéciale de son corps sous lequel on croirait sentir un axe rachidien, à ses nageoires impaires bien qu'elles soient immobiles, à sa queue locomotrice s'étendant au delà de l'anus, à ses muscles latéraux segmentés comme ceux des Téléostéens, à ses mœurs enfin qui rappellent celles de l'*Ammodytes lancea*.

Les *Tuniciers*, plus nombreux en genres, sont aussi plus variés d'aspect; mais on peut cependant rattacher leur forme à un type fondamental qui serait à peu près celui des *Salpes*, c'est-à-dire d'un cylindre ouvert aux deux bouts avec une tendance des orifices à se rapprocher du côté dorsal. Cette forme se conserve à peu près telle, en dépit de la fixation ou du groupement en colonies chez les Pyrosomes et les Ascidies simples et composées, sauf les différences exceptionnelles ou de détail inévitables en pareil cas.

Lobe préoral. — A côté de ces différences de forme qui ne sauraient être très significatives, il y a certains traits de l'organisation extérieure qui sembleraient indiquer des différences capitales au point de vue des affinités. La *trompe* du *Balanoglossus* semble n'exister que chez lui. Mais il n'en est rien, car elle n'est au fond qu'un lobe préoral contenant un prolongement préoral de divers organes. Or le rostre de l'*Amphioxus* n'est rien autre chose et il contient une portion préorale de la corde et des tissus mésodermiques qui proviennent, comme chez le *Balanoglossus*, d'une portion préorale d'ébauches mésoblastiques ayant une origine endodermique directe. Chez les Tuniciers adultes, il n'existe rien de tel, mais chez leur larve on retrouve des dispositions tout à fait comparables à celles de l'*Amphioxus*.

Annulation du corps. — Sous le rapport de l'annulation du corps nos trois groupes présentent des différences très significatives.

Le *Balanoglossus* a trois régions nettement tranchées, la trompe, le collier et le tronc, ce dernier insegmenté en lui-même, c'est-à-dire en ce qui concerne ses masses mésodermiques générales, mais présentant des organes génitaux mésodermiques à disposition métamérique et une segmentation du pharynx endodermique (fentes branchiales) qui n'a pu s'établir sans entraîner secondairement une certaine division métamérique des parties mésodermiques et ectodermiques intéressées (1).

Chez l'Amphioxus, le lobe préoral et la région buccale se fusionnent dans la tête, mais la segmentation du tronc, au lieu de se borner au pharynx et aux organes génitaux, porte sur les masses mésodermiques

(1) DOHRN, il est vrai, pense que les fentes branchiales ont succédé à des organes mésodermiques métamériques, mais il ne donne aucune indication sur ces prétendus organes et n'appuie son opinion sur aucun fait ni même sur aucune induction valable.

primaires et se traduit par la subdivision des muscles latéraux en myomères.

Chez les Tuniciers, on retrouve chez la larve des dispositions analogues à celle de l'Amphioxus, mais chez l'adulte, le tronc disparaît et les viscères qu'il contenait viennent se condenser dans la région pharyngienne ou immédiatement au-dessous d'elle et il ne reste plus d'autre segmentation que celle du pharynx avec ses fentes branchiales.

On est donc en droit de considérer la segmentation du corps comme un caractère général des Procordés, mais caractère se présentant à des stades différents chez les trois classes : en voie de formation chez le Balanoglossus, complètement réalisé chez l'Amphioxus, en grande partie disparu chez les Tuniciers par suite d'une régression engendrée par la vie sédentaire et le raccourcissement du corps. La vie sédentaire a supprimé les myomères en même temps que la locomotion, et le raccourcissement du corps a supprimé la métamérisation des masses génitales en condensant ces masses en une seule glande.

Mais cette vue, quoique vraie en partie, est un peu superficielle.

Pour aller au fond des choses, il faut se demander si la métamérisation des parties a partout la même signification.

A en croire S. Minot, il ne faudrait tenir compte que de la segmentation des masses mésodermiques primitives, et celle qui porte sur l'endoderme ou l'ectoderme ou qui n'intéresse que secondairement le mésoderme ne doit pas compter. Nous avouons ne pas comprendre la raison de cette exclusion. Si, comme nous avons cherché à le montrer ailleurs (*), la segmentation n'est qu'un trait d'organisation engendré par des actions biomécaniques, on ne voit pas pourquoi celle du mésoderme primerait les autres sous un rapport quelconque. Si elle est, comme le veulent les colonistes, le résultat d'une multiplication par scission inachevée, il est évident que cette scission doit porter sur les trois feuillets : elle peut débuter par l'un quelconque des trois, mais elle a pour les trois la même signification (1).

D'autre part, Masterman a montré que les trois grands segments du corps du Balanoglossus devaient avoir une autre signification phylogénétique que ceux qui subdivisent le tronc de cet animal ou celui de l'Amphioxus. Il remarque en effet que la trompe et le corps ont un cœlome unique, impair, tandis que le collier a deux cavités cœlomiques symétriques séparées, complètement chez l'embryon au moins, par un double mésentère. La grande longueur du tronc étant le résultat d'un accroissement secondaire, il convient d'en faire abstraction et de réduire

(1) A ce propos nous ne pouvons nous empêcher de faire remarquer que les cas fort nombreux où les segmentations des divers organes ne sont pas concordantes sont fatals à la théorie. L'Amphioxus en est un exemple frappant, les fentes branchiales (sauf les quelques premières chez l'embryon) et les tubules rénaux suivent une métamérisation différente de celle des myomères et des organes génitaux et de celle des rayons de la nageoire dorsale.

(*) Yves Delage : La conception polyzoïque des Êtres. (*Rev. scient.*, vol. X, p. 641-653, 1896.)

par la pensée l'animal à une forme ovoïde (fig. 258, C, D), et de là on passe aisément à un stade où l'animal représente un Cœlentéré dont la cavité du corps est divisée par quatre septa radiaires en autant de cavités (A et B, *1*, *2*, *2'*, *3*) disposées en cercle autour d'un axe bucco-apical dont la direction serait dorso-ventrale par rapport au Balanoglossus actuel. Il donne à cette segmentation primitive, d'origine radiaire, et qui se retrouve aussi chez les Axobranches (Voir vol. V., p. 181) le nom d'*archimérique*, et appelle *Archicœlomata* les animaux qui la présentent. Bien différente serait la segmentation *métamérique* du tronc qui se produirait ensuite, secondairement, par tranches parallèles entre elles et perpendiculaires à l'axe longitudinal du corps, dans le segment inférieur, tandis que les autres segments resteraient simples. Si l'on admet cette vue, la segmentation archimérique serait commune à tous les Procordés; elle se compliquerait d'une segmentation métamérique du tronc, peu avancée chez le Balanoglossus, plus complète chez l'Amphioxus et les Tuniciers, mais ne se montrant chez ces derniers que pendant la phase larvaire.

Fig. 258.

A et B, type ancestral cœlentériforme des chordés; C et D, formation de la symétrie bilatérale (im. Masterman).

1, protomère; **2'** et **2**, les deux moitiés du mésomère; **3**, metamère.

Orifices. — La *bouche*, au premier abord, semble avoir une position concordante chez l'Amphioxus et le Balanoglossus, étant ventrale chez l'un et l'autre, tandis qu'elle serait disposée autrement, terminale, chez le Tunicier. Cependant, en y regardant de près, on voit que c'est l'inverse qui est vrai, que l'Amphioxus et les Tuniciers se ressemblent sous ce rapport et que c'est le Balanoglossus qui diffère des deux autres. Chez la larve des Tuniciers, la bouche est en effet dorsale, située juste au-dessus du neuropore et de l'extrémité supérieure de la corde; elle ne devient en apparence terminale que secondairement après la fixation. Chez l'Amphioxus, la bouche est au début située du côté gauche. Van Wijhe, se fondant sur ce que ses nerfs lui viennent du côté gauche seulement, considère cette situation comme primitive et s'il en est ainsi il y a là une différence remarquable non seulement par rapport aux Tuniciers, mais par rapport à tous les autres animaux. Mais Willey a proposé une interprétation qui semble beaucoup plus acceptable. On sait que les branchies gauches apparaissent d'abord à droite, ce qui indique, non une rotation du pharynx, comme le dit Willey, mais un retard de développement du côté droit. La bouche devait être primitivement dorsale et située immédiatement au-dessus du neuropore comme chez les Tuniciers; mais, par suite de l'accroissement de la notocorde vers le haut, accroissement qui se produit avant l'ouverture de la bouche, celle-ci ne peut

plus s'ouvrir sur la ligne médiane et doit se rejeter de côté. Il est naturel qu'elle se porte du côté gauche qui, étant beaucoup plus développé, lui offre plus de place. Plus tard, au moment de la régularisation secondaire, ne pouvant reprendre sa place normale à cause de la notocorde et, poussée par la tendance générale à la symétrie, elle gagne la ligne médiane ventrale, situation d'ailleurs plus convenable pour un animal libre, non fixé. Ainsi, la bouche est primitivement dans la même situation dorsale chez l'Amphioxus et le Tunicier. Chez le Balanoglossus au contraire, elle est à la face ventrale du lobe préoral.

Les *orifices expirateurs* sont situées de la même façon chez les trois types, sauf bien entendu l'absence de cavité péribranchiale chez le Balanoglossus. Chez ce dernier ils sont, il est vrai, plus dorsaux, mais c'est là un caractère insignifiant et Spengel, lorsqu'il l'invoque pour séparer le Balanoglossus des Procordés raisonne comme un zoologiste qui nierait que la Raie soit un Poisson voisin du Requin parce qu'elle a ses orifices branchiaux sous le ventre et non sur les côtés.

L'*anus* est terminal chez le Balanoglossus, ventral gauche chez l'Amphioxus, dorsal médian chez le Tunicier. Mais sa position est le résultat d'un déplacement secondaire chez les deux derniers. Chez l'Amphioxus, c'est le développement de la nageoire caudale qui le reporte en avant et celui de la nageoire ventrale qui le reporte à gauche; chez l'Ascidie, c'est le raccourcissement du corps par suite de la disparition de la queue qui oblige les viscères à se masser là où ils trouvent de la place.

Le *pore atrial* est ventral chez l'Amphioxus, terminal ou dorsal chez le Tunicier, plutôt sans doute par suite d'arrangements secondaires dus à des raisons mécaniques qu'à une différence morphologique.

Cavité péribranchiale. — L'Amphioxus et le Tunicier ont une cavité péribranchiale, tandis que le Balanoglossus en est dépourvu : tel est le fait brut; et tel qu'il est, il a une signification assez importante pour rendre les affinités réciproques des deux premiers beaucoup plus frappantes que celles qu'ils présentent l'un et l'autre avec le troisième. S. Minot consacre ce fait par un terme taxonomique, en réunissant l'Amphioxus et les Tuniciers sous la dénomination commune d'*Atriozoa*.

Mais, ici encore, il convient de creuser un peu la question. Les cavités péribranchiales de l'Amphioxus et du Tunicier sont, chez les adultes, constituées d'une façon si exactement semblable qu'il paraît difficile de trouver entre elles une différence sérieuse. Si l'on suit leur développement, on voit que leur mode de formation est fort différent : celle du Tunicier provient d'une invagination ectodermique, dorsale, presque toujours double et symétrique, tandis que celle de l'Amphioxus résulte de la jonction de deux replis ventraux. Mais ce sont là des différences de peu d'importance comme on en rencontre dans tant d'autres formations homologues (1).

(1) Le cas serait un peu plus compliqué si l'on adoptait la théorie de van Beneden et Julin

Chez le *Balanoglossus*, nous avons vu qu'il existait parfois (*B. Kupfferi*) un repli du bord inférieur du collier qui descend sur les trois ou quatre premières fentes branchiales et constitue un rudiment de cavité péribranchiale qui, s'il est peu développé, est du moins d'origine ectodermique incontestable.

Mais dans tout cela, quelle est la part des correspondances phylogénétiques et celle des particularités de structure adaptatives ou non, mais en tout cas isolées? Nul n'est en état de le dire!

Paroi du corps. — Leur structure est aussi différente que possible dans les trois classes. Le Balanoglossus, par la disposition de ses couches musculaires et surtout de son épiderme à une seule assise de cellules ciliées, entremêlées de cellules glandulaires, a tout à fait le caractère d'un Invertébré. L'Amphioxus a les muscles pariétaux d'un Poisson et son épiderme chez l'adulte n'a pas de caractère spécial; mais chez la larve il est pourvu d'un revêtement ciliaire qui ne se retrouve pas chez les Vertébrés (sauf les Têtards d'Amphibiens) et le rapproche du Balanoglossus. D'autre part, malgré les grandes différences que présentent les adultes sous ce rapport, on ne saurait méconnaître une certaine conformité d'origine entre les tissus mésodermiques sous-épidermiques, muscles, tissu conjonctif et squelette. Les muscles proviennent chez l'un et l'autre du feuillet pariétal du cœlome; le tissu conjonctif et les pièces squelettiques, qui ne sont que des îlots plus denses de ce tissu, ont chez l'un et l'autre pour élément principal une substance fondamentale sécrétée, soit entre le feuillet péritonéal et l'épiderme ou l'endoderme, soit entre deux lames du feuillet péritonéal; et, chez l'un et l'autre, les éléments cellulaires, au lieu de se mêler à la substance fondamentale, ont tendance à garder leur disposition épithéliale.

Quant aux Tuniciers, ils ne ressemblent vraiment qu'à eux-mêmes, car nulle part on ne retrouve cette enveloppe tunicale avec éléments mésodermiques immigrés qui lui donne un caractère si spécial. Cependant, il n'y a là que l'exagération d'un caractère normal, car la tunique n'est au fond qu'une cuticule.

---

d'après laquelle, chez les Ascidies, la cavité atriale reste petite et vient s'ouvrir dans deux cavités péribranchiales d'origine endodermique entérocœlienne et représentant par conséquent le cœlome, qui entourent la branchie et reçoivent immédiatement l'eau venue des fentes branchiales pour la transmettre à la cavité atriale ectodermique chargée de l'évacuer au dehors. Pour rendre l'Amphioxus vraiment semblable aux Ascidies sous ce rapport, il faudrait alors, chez le premier, dilater les deux couloirs cœlomiques dorsaux où sont logés les tubules de Boveri, jusqu'à leur faire entourer le pharynx en refoulant la cavité péribranchiale dans la région du spiraculum; dès lors, les deux *entonnoirs atrio-cœlomiques* de Ray Lankester serviraient au passage de l'eau du cœlome dans l'atrium et correspondraient aux larges orifices sans limites nettes qui font communiquer, chez les Ascidies, l'atrium impair avec les cavités péribranchiales endodermiques. Les choses n'étant point ainsi, on peut discuter sur la valeur relative des ressemblances anatomiques chez l'adulte et des ressemblances d'origine chez l'embryon, mais il n'en reste pas moins là, si du moins les descriptions de Van Beneden sont exactes et ne s'appliquent pas à un cas exceptionnel, un défaut de correspondance qu'il faut noter.

Quant à leurs muscles ils semblent n'obéir dans leurs dispositions qu'à des nécessités physiologiques très différentes suivant que l'animal est fixé ou nageur.

Corde dorsale. — Malgré son absence chez les Tuniciers (sauf les Appendiculaires), on sait qu'il y a sous ce rapport, entre eux et l'Amphioxus, une conformité qui est un des plus forts arguments en faveur de leur réunion dans le même groupe. Chez la larve des Tuniciers, en effet, il y a une corde dorsale qui, par sa disposition, sa structure, son origine embryonnaire, est presque identique à celle de l'Amphioxus. La seule différence un peu notable consiste en ce qu'elle s'arrête chez le Tunicier au-dessous du neuropore, tandis qu'elle s'avance chez l'Amphioxus jusqu'au bout du rostre. Mais cela résulte d'un accroissement secondaire, adaptatif, chez ce dernier : le segment préoral de la corde, si nécessaire au rostre pour le rendre rigide et lui permettre de percer le sable, se détache, comme le reste, de la vésicule endodermique, mais de bas en haut et plus tardivement que le reste de la corde qui se sépare de l'endoderme de haut en bas. C'est en raison du fait que la corde s'avance jusque dans la tête que la classe formée par l'Amphioxus a reçu le nom de *Cephalochorda*, tandis que les Tuniciers dont la corde ne dépasse guère en haut la région caudale ont reçu le nom de *Urochorda*. Chez le Balanoglossus, malgré ses dimensions réduites, le diverticule pharyngien de la trompe ne saurait être considéré comme autre chose qu'une notocorde rudimentaire. Cette assimilation repose sur les trois caractéristiques essentielles de la notocorde : la situation entre le système nerveux et le tube digestif, la structure vacuolaire et l'origine endodermique aux dépens d'une gouttière dorsale qui s'isole peu à peu du reste de la vésicule digestive. Ici, la notocorde garde un caractère très primitif en ce qu'elle conserve sa cavité centrale et sa communication avec le pharynx. Elle correspond seulement à cette portion préorale de la corde de l'Amphioxus qui n'a pas son représentant chez les Tuniciers. C'est en raison de cet état rudimentaire de la corde que la classe formée par le Balanoglossus a reçu le nom d'*Hemichorda*.

Tube digestif. — Chez les trois classes, le tube digestif est remarquable par les dimensions considérables du pharynx et l'uniformité de sa structure, tandis que les portions stomacale et intestinale sont assez variables et ne présentent point de caractères communs de quelque importance.

Bouche. — Nous avons indiqué plus haut ses différences de situation et comment on doit les interpréter. Nue chez le Balanoglossus à l'entrée comme à son union avec le pharynx, elle est munie à l'entrée, de cirres chez l'Amphioxus, de festons chez le Tunicier, et à l'embouchure dans le pharynx, de tentacules chez le Tunicier et du velum chez l'Amphioxus.

Pharynx. — Ses dimensions vont en croissant du Balanoglossus aux Tuniciers. Chez le premier, il occupe à peine un quart de la longueur

du tronc; chez l'Amphioxus il atteint la moitié de cette longueur; chez les Tuniciers sa longueur un peu variable peut devenir égale à celle du corps entier et il réduit alors le reste du tube digestif à se pelotonner dans un petit espace au-dessous de lui ou sur ses côtés.

Au point de vue de la structure, il y a une conformité frappante entre les trois types et c'est une des plus fortes raisons de leur réunion dans un même groupe. Le Tunicier et l'Amphioxus ont de commun, non seulement les fentes branchiales, mais l'endostyle, les arcs péri-pharyngiens et la gouttière épipharyngienne. Le Balanoglossus n'a point ces trois derniers organes, sauf peut-être une vague indication du sillon épipharyngien et de la gouttière endostylaire, mais par contre les fentes branchiales sont beaucoup plus semblables à celles de l'Amphioxus que ne sont celles des Tuniciers. Chez ces derniers, en effet, il n'y a point de languettes ni de subdivision en fentes primaires et secondaires, et la disposition s'écarte souvent beaucoup de l'alignement régulier qu'on observe chez le premier. Entre l'Amphioxus et le Balanoglossus, au contraire, la conformité est tout à fait frappante et se poursuit dans le menu détail du squelette, des synapticules, etc. Un seul auteur, Spengel, cherche à la nier, mais ses raisonnements entachés d'un parti pris évident n'ont séduit personne à l'exception d'un petit nombre de ses compatriotes (1).

Estomac, foie, intestin. — Ici il n'y a guère de ressemblance entre les trois types, mais ce sont cette fois les Tuniciers qui s'écartent surtout des deux autres. Sauf l'anus, terminal chez le Balanoglossus, ventral chez l'Amphioxus, et le foie ventral et sacciforme chez le premier, dorsal et multibolé chez le second, il n'y a point entre ces deux types de différences bien grandes. Les Tuniciers au contraire se distinguent par leur tube digestif contourné, pelotonné dans un étroit espace où il a été relégué par le grand développement du pharynx, par leur anus débouchant dans la cavité péribranchiale, par leur curieuse *glande pylorique* si constante, par leur foie enfin qui ne se rencontre avec les

(1) Spengel élève trois objections principales à l'assimilation des fentes branchiales chez les deux animaux. L'une est tirée de ce fait que le Balanoglosus a des *poches* branchiales et l'Amphioxus des *fentes*. On pourrait à ce compte repousser aussi l'assimilation des poches branchiales des Elasmobranches ou des Cyclostomes avec les fentes branchiales des Téléostéens. — La seconde repose sur la prétendue disposition inverse du cœlome par rapport aux septa et aux languettes chez les deux types : le cœlome n'existerait que le long des languettes chez le Balanoglossus, et que le long des septa chez l'Amphioxus. Or, nous avons vu que, d'après Morgan, chez le Balanoglossus jeune, au moins, il y a un prolongement cœlomique le long des septa. D'ailleurs, est-il permis d'attacher une importance quelconque à une disposition si secondaire? Le plan d'organisation de l'Amphioxus serait-il donc si modifié si les prolongements du ligament dentelé s'étendaient sur les languettes au lieu des septa. — Enfin, Spengel fait détacher les synapticules du bord ventral des fentes branchiales; mais son opinion repose sur une argumentation laborieuse et non sur des faits précis, et son objection doit être accueillie avec un scepticisme prudent. Il élève encore quelques autres objections non moins vaines et dont Mac Bride a fait justice dans une remarquable critique de son travail.

caractères d'une glande indépendante que chez les Molgulidés et chez certains Cynthines.

Cœlome. — La disposition la plus simple est bien celle du Balanoglossus avec sa cavité de la trompe, ses deux cavités collaires primitivement distinctes et ne se fusionnant que secondairement par destruction partielle des mésentères, et sa cavité du tronc qu'un mésentère dorsal ne divise qu'incomplètement en deux moitiés. Chez l'Amphioxus, les choses semblent si différentes qu'au premier abord toute comparaison semble impossible puisqu'il n'y a ni cavité préorale, ni collier, ni cavités collaires, et que la cavité du tronc est réduite à de minimes espaces très irrégulièrement distribués. Mais, en tenant compte du développement, on arrive à voir que les choses sont moins différentes qu'elles ne paraissent.

La cavité de la trompe du Balanoglossus provient, au moins chez la larve de Bateson, la seule où son origine soit connue, de la portion préorale de la vésicule endodermique. Or, chez l'embryon de l'Amphioxus, il existe au début une paire de cavités céphaliques qui ont une origine semblable. L'une d'elles, communique pendant assez longtemps avec le dehors comme celle du Balanoglossus, c'est celle qui devient la fossette de Hatschek. L'autre disparaît il est vrai en formant les tissus mésodermiques du rostre, mais chez le Balanoglossus, elle disparaît aussi en partie en donnant cette masse de tissu musculo-conjonctif qui obture en grande partie sa cavité.

Rien ne paraît représenter chez l'Amphioxus les cavités collaires. On a cependant émis l'idée que ces cavités correspondraient aux canaux dorsaux du cœlome péripharyngien; les entonnoirs atrio-cœlomiques de Ray Lankester correspondraient alors aux pores collaires qui s'ouvrent de même dans le sillon collaire inférieur assimilable à la cavité péribranchiale (1).

Mais cette idée paraît peu soutenable, car elle conduirait à assimiler la totalité de la région branchiale de l'Amphioxus au collier du Balanoglossus, puisque les entonnoirs atrio-collaires ont leur ouverture atriale au niveau des dernières fentes branchiales.

Quant au cœlome du tronc, les grandes différences qu'il présente chez l'Amphioxus avec celui du Balanoglossus sont essentiellement secondaires et consécutives au développement de la cavité péribranchiale. Par son origine entérocœlienne, il se rapproche de celui du Balanoglossus, mais sa disposition continue est secondaire, car au début il est segmenté comme les myomères (2).

Les Tuniciers, au premier abord, diffèrent fondamentalement les

(1) Spengel, qui décrit les pores collaires comme s'ouvrant dans la première fente branchiale voit là, au contraire, une raison de séparer le Balaglossus de l'Amphioxus, mais Morgan a montré que son opinion était erronée.

(2) Le récent travail de Mac Bride [98] jette un jour tout nouveau sur cette comparaison. Mac Bride montre que, les cavités cœlomiques de l'Amphioxus sont au début au nombre de

deux autres types, puisqu'ils n'ont point de vésicules mésodermiques entérocœliennes et que leur cavité du corps, d'ailleurs très réduite, surtout dans les formes supérieures, n'est autre que le blastocœle partiellement comblé par des éléments mésenchymateux détachés d'un mésoderme massif, sans cavité propre. Mais on sait aujourd'hui que ces différences n'ont point l'importance qu'on leur attribuait à une certaine époque. Le mésoderme du Tunicier provient d'une prolifération pleine des parois latéro-dorsales de la vésicule endodermique primitive au point où, chez l'Amphioxus, se forment les vésicules cœlomiques, et cela constitue une différence de même ordre que celle qui distingue un tube creux d'un cordon à cavité centrale virtuelle. Les Vertébrés ne sont-ils pas considérés comme entérocœliens bien que leurs masses mésodermiques soient massives au moment de leur formation? La cavité préorale elle-même se montre à un certain moment chez l'Ascidie, par le fait que le tube digestif se sépare de l'ectoderme au niveau des papilles de fixation, et donne la naissance à un espace préoral. Mais, comme le reste du cœlome, cette cavité est au moment de sa formation dépendante du blastocœle, et elle est secondairement envahie par le mésenchyme.

Appareil circulatoire. — Les courants sanguins et les vaisseaux qui les conduisent sont distribués à peu près de la même manière chez l'Amphioxus et le Tunicier. Chez l'un et l'autre, une artère branchiale court en avant de l'endostyle et fournit une branche à chaque septum branchial. Tous ces vaisseaux se jettent du côté opposé de la branchie dans un canal aortique dorsal (pair chez l'Amphioxus, impair chez l'Ascidie), qui descend le long du tube digestif et forme sur lui un réseau d'où part un vaisseau centripète qui le ramène à l'origine de l'artère branchiale. La seule différence un peu importante consiste dans l'absence du cœur chez l'Amphioxus dont le sang est mis en mouvement, comme chez les Annélides, par les pulsations d'un des vaisseaux qu'il traverse, ici le ventral (avec les bulbilles), tandis que chez le Tunicier il y a un vrai cœur extra-vasculaire, vésicule d'abord indépendante du courant sanguin, qui s'invagine et se reploie autour de lui pour l'admettre dans sa cavité d'invagination sans lui donner accès dans sa cavité propre.

Chez le Balanoglossus l'appareil semble constitué sur un tout autre plan : il y a bien un vaisseau dorsal et un ventral, mais plus superficiels semblant appartenir à la peau au moins autant qu'au tube digestif; de plus, c'est le dorsal qui est ascendant et le ventral qui conduit le courant descendant; enfin, il y a un cœur, mais placé dans la trompe en un lieu où il semble n'avoir rien de commun avec le cœur des Tuniciers.

---

cinq seulement, une paire médiane céphalique correspondant à la cavité de la trompe, et quatre latérales formant deux paires, une supérieure correspondant aux vésicules collaires du Balanoglosse et une inférieure correspondant aux vésicules du tronc de ce dernier et qui ne se segmentent que secondairement. (Voir page 335 les figures schématiques 264 à 267 illustrant cette comparaison.)

Cependant, en y regardant d'un peu plus près, on se convainct que ces différences ne sont pas capitales. La situation plus superficielle des vaisseaux est sans importance, puisque leur position morphologique reste la même; le fait que le sens des courants est l'inverse de celui de l'Amphioxus perd toute signification en présence du renversement périodique de la circulation chez les Tuniciers; enfin, le cœur de la trompe, s'il est à une toute autre place que celui des Tuniciers présente avec ce dernier une ressemblance de structure tout à fait frappante et d'autant plus remarquable qu'elle est très exceptionnelle. Chez l'un et l'autre c'est une vésicule invaginée, dont le feuillet externe reste épithélial et fait fonction de péricarde, tandis que le feuillet interne se munit de muscles transversaux et fait fonction de cœur : le tout est un cardio-péricarde extra-vasculaire. Enfin il résulte des recherches de Morgan que l'origine de ce cardio-péricarde est mésenchymateuse chez le Balanoglossus comme chez les Tuniciers, en sorte qu'il ne reste plus comme différence que sa situation dans l'organisme.

Appareil excréteur. — Si nous laissons de côté la glande prénervienne dont il sera question à propos du système nerveux, nous devons reconnaître qu'il n'existe aucune ressemblance entre les appareils excréteurs de nos trois types. Chez les Tuniciers, un rein d'accumulation dans des cellules mésenchymateuses et, sauf rare exception (Molgulidés), diffus; chez le Balanoglossus, le glomérule de la trompe, dépendance du revêtement endothélial de celle-ci; chez l'Amphioxus, un rein péritonéal dans le cœlome du tronc et des glomérules métamériquement disposés sur les vaisseaux branchiaux des languettes. Quant au rein céphalique de la larve de l'Amphioxus, il est trop peu connu pour que l'on puisse discuter sa signification.

Système nerveux. Sens. — Ici comme pour plusieurs autres organes, sous une dissemblance apparente se cache une profonde similitude entre les trois classes de notre embranchement, au point que le système nerveux constitue, avec la notocorde et la branchie, les trois piliers sur lesquels est établi le groupe des Procordés.

Le ganglion unique et minuscule du Tunicier, les cordons dorsal et ventral du Balanoglossus, réunis comme chez un Invertébré par un anneau péripharyngien, semblent bien différents de la moelle épinière de l'Amphioxus. Et cependant il y a une concordance profonde entre ces organes dans les trois types.

Pour l'Amphioxus et le Tunicier, la chose saute aux yeux, à la condition de comparer au premier la larve du second. Chez le Tunicier adulte, la portion caudale de l'appareil disparaît avec la queue locomotrice, et il ne reste qu'un ganglion fusiforme entre les deux orifices. Cependant, la situation dorsale de ce ganglion et son prolongement en un *nerf viscéral* que Van Beneden et Julin ont montré faire partie du système central, sont encore assez suggestifs en eux-mêmes pour qui sait les interpréter.

Chez le Balanoglossus, la divergence apparente provient de ce qu'on

est tenté de rattacher au système central ce qui ne lui appartient pas. Les cordons dorsal et ventral du tronc ainsi que le collier péripharyngien sont plutôt des parties condensées d'un système nerveux périphérique qu'un système central. Il faut les considérer comme une première étape vers la condensation d'un système intra-épidermique diffus, dans lequel les éléments ganglionnaires sont rares et clairsemés. Le cordon dorsal du collier, au contraire, est riche en éléments ganglionnaires et, par son isolement, son volume, sa structure, son développement, se révèle comme étant le vrai système nerveux central. Il se développe, en effet, exactement comme celui de l'Amphioxus, par une lame ectodermique dorsale, qui s'invagine et conserve une cavité centrale à laquelle on ne peut refuser le nom d'épendyme. Le fait invoqué par Spengel contre cette assimilation que la structure n'est nerveuse que dans sa moitié ventrale, n'a aucune signification et résulte seulement de ce que, dans la bande ectodermique invaginée, la partie moyenne seule a subi l'évolution nerveuse, les parties latérales ayant conservé la structure épidermique ordinaire.

Ainsi, les trois classes de Chordata sont également caractérisées par un système nerveux central en forme de tube invaginé dorsal, succédant à une bande nerveuse qui faisait partie chez l'embryon de la surface des téguments.

Il n'y a rien de bien remarquable à noter à l'occasion des *organes des sens*, si ce n'est leur condition très rudimentaire chez tous les Procordés. Seul, l'Amphioxus a une tache oculiforme à l'état adulte; les Tuniciers et le Balanoglossus ne la possèdent qu'à l'état larvaire. Une otocyste ne se rencontre que chez une des formes (adulte d'ailleurs) de *Doliolum*. Rappelons enfin le turbercule olfactif de l'Amphioxus et ses prétendus organes gustatifs.

Neuropore. Fossette olfactive. Glande prénervienne. — L'invagination nerveuse se fermant de bas en haut, c'est à son extrémité supérieure qu'elle reste le plus longtemps en communication avec le dehors, par un orifice qui constitue le *neuropore*.

Chez le Balanoglossus ce neuropore est réduit à une condition rudimentaire : c'est la petite dépression qui, au bord supérieur du collier, plonge dans le cordon nerveux.

Chez l'Amphioxus, la bouche ayant été rejetée, comme nous l'avons vu, sur le côté par la corde préorale, le neuropore reste indépendant de cet orifice : il se ferme simplement en cul-de-sac à une certaine profondeur et constitue la *fossette olfactive* dorsale ou *fossette de Kölliker*, séparée par une cloison du processus olfactif que la vésicule cérébrale envoie vers lui.

Chez le Tunicier, la bouche restant dorsale et s'ouvrant immédiatement au-dessus du neuropore, celui-ci se trouve déboucher à l'entrée de la cavité buccale. La portion située au-dessous du neuropore ne se transforme pas tout entière en tissu nerveux: sa partie antéro-supérieure

évolue en un organe glandulaire, la *glande prénervienne* qui accapare pour elle le neuropore dont elle fait son orifice et la portion attenante du tube nerveux primitif dont elle fait son canal excréteur. La cavité est une portion du canal épendymaire : chez les Salpes, elle se sépare complètement du reste de la vésicule nerveuse ; chez les Ascidies, elle reste en continuité avec elle, et l'on voit la paroi dorsale de la vésicule cérébrale évoluer dans le sens nerveux, tandis que la paroi ventrale évolue dans le sens glandulaire. Le neuropore a donc pour représentant le *tubercule vibratile*, tandis que la glande prénervienne correspond, comme la fossette olfactive de l'Amphioxus, à une partie du tube nerveux primitif, et ces rapports ont permis d'assimiler le tubercule vibratile (longtemps considéré comme olfactif) à l'*hypophyse* (1).

Organes reproducteurs. — Le Balanoglossus et l'Amphioxus ont les sexes séparés, tandis que les Tuniciers sont hermaphrodites. Partout les organes génitaux sont de simples masses mésodermiques ; ils affectent chez le Balanoglossus et l'Amphioxus, une disposition segmentaire qui ne se retrouve plus chez les Tuniciers en raison du raccourcissement de leur corps. Chez l'Amphioxus, ils évacuent leurs produits au dehors par des ruptures accidentelles ; la chose arrive aussi quelquefois chez les Tuniciers ; mais, en général, ils ont des canaux excréteurs définis, et il en est de même chez le Balanoglossus.

Bourgeonnement. Colonies. — Les Tuniciers seuls sont doués de la faculté blastogénétique et forment des colonies. Mais ce n'est pas chez eux un caractère général, et on peut rencontrer des formes isolées et des formes bourgeonnantes chez ceux qui sont libres et chez ceux qui sont fixés.

Développement. — Le parallélisme est frappant entre le développement de l'Ascidie et celui de l'Amphioxus. Les premiers stades surtout, en particulier celui où se voient à la fois la notocorde, le neuropore et le canal neurentérique, présentent une conformité saisissante. Les différences principales portent sur l'évolution du mésoderme et s'expliquent pleinement par la disparition chez l'Ascidie adulte (sauf les Appendiculaires) de la partie caudale du corps. L'animal se raccourcit et se fixe, ou, s'il reste libre, se meut au moyen de ses muscles circulaires qui impriment à son pharynx un mouvement de soufflet, sans rien demander à des inflexions latérales de muscles longitudinaux. Aussi la métamérisation du tronc ne se produit pas, et avec elle disparaissent les poches cœlomiques entérocœliennes. Le mésoderme naît sous une forme massive bien différente des sacs cœlomiques de l'Amphioxus, bien qu'au

(1) On considérait aussi chez l'Amphioxus le neuropore et la fossette de Kölliker qui en dérive comme représentant l'hypophyse et par suite le tubercule vibratile des Ascidies ; mais Legros ayant montré que la fossette de Hatschek représentait la fossette nasale primitive et que le prétendu néphridium de Hatschek représentait l'hypophyse, cette opinion doit être abandonnée. Si d'autre part la fossette de Kölliker de l'Amphioxus correspond vraiment au tubercule vibratile des Ascidies, ce dernier ne peut plus représenter l'hypophyse.

fond il n'y ait là sans doute que deux variantes d'un même processus. Mais nous avons assez insisté déjà sur ces différences à propos des divers organes pour n'avoir pas besoin d'y revenir ici.

En somme, il résulte de cette étude comparative des trois types, que l'on peut les regarder comme représentant trois stades successifs d'une évolution continue. Le premier terme est le Balanoglossus qui, tout en assumant déjà les caractères essentiels des Procordés, le pharynx, la corde et le système nerveux, conserve encore de nombreux caractères des Annélides et surtout des Axobranches auxquels il donne la main. Puis vient l'Amphioxus, expression la plus complète du type, mais bien déformé par une particularité sans doute adaptative et qui n'appartient qu'à lui, le prolongement de la corde jusqu'au bout de la portion préorale du corps, prolongement qui semble être le point de départ de la violente asymétrie qui se montre pendant le développement et qui n'est qu'incomplètement compensée par une régularisation ultérieure. Enfin, viennent les Tuniciers qui, partant d'un point de départ plus élevé sans doute que l'Amphioxus, ainsi que semble l'indiquer le renflement de la vésicule cérébrale chez leur larve, subissent une forte régression où leurs systèmes de la vie végétative gardent seuls leur perfection primitive, tandis que les systèmes de la vie de relation (queue, corde, appareils musculaires et nerveux, organes des sens) se réduisent à une condition très inférieure. Cette régression semble imputable à la vie fixée, et il n'est pas impossible qu'il en soit ainsi, même pour les formes libres (à l'exception des Appendiculaires) qui, sans doute, sont redevenus libres après avoir subi une période de fixation, ainsi que semble l'indiquer la substitution d'un nouveau mode de locomotion à celui dont la queue de la larve était l'instrument.

II

Balanoglossus et Annélides.

Si le Balanoglossus a vaguement l'habitus extérieur d'un Annélide, il n'est pas besoin de regarder longtemps les deux êtres pour reconnaître combien ils sont profondément différents : l'absence de membres et de soies, de branchies externes, la constitution du pharynx, le système nerveux, la trompe, l'absence de tube segmentaire, d'anneaux et de cloisons sont des différences dont l'importance n'a pas besoin d'être démontrée. Aussi peut-on s'étonner que Spengel, à la suite de ses longues recherches, propose comme conclusion un rapprochement des Annélides et du Balanoglossus. Spengel fait remarquer une certaine ressemblance incontestable dans l'appareil circulatoire, où la disposition des vaisseaux du tronc et la direction des courants sont les mêmes.

Mais, où est chez l'Annélide l'équivalent de la portion contenue dans la trompe et en particulier de la vésicule cardio-péricardique et du glomérule? Accordons que le système séparant le tronc du collier correspond à un dissépiment et que les pores collaires correspondent à une paire d'orifices néphridiens (ce qui n'est certainement pas plus exact que d'assimiler à des orifices segmentaires les pores périténaux des Elasmobranches). Tout cela ne constitue qu'un bien faible lot de ressemblances à opposer aux différences capitales rappelées ci-dessus.

C'est aux larves, surtout, que Spengel demande un appui pour sa théorie, en cherchant à ramener la *Tornaria* à la *Trochophora*. Il y a, en effet, une certaine ressemblance dans la forme générale, la disposition du tube digestif et des bandes ciliées, et dans la présence d'une plaque syncipitale sensitive d'où part un fort ruban musculaire qui va s'insérer d'autre part à l'œsophage. Mais toutes ces ressemblances sont plus apparentes que réelles. La bande ciliée supérieure de la Tornaria n'entoure pas la plaque syncipitale comme fait celle de la Trochophore; si on la compare à celle des larves d'Echinodermes, on voit qu'elle correspond par sa situation à la bande supérieure de la *Bipinnaria* (fig. 259) qui n'est elle-même que la portion la plus élevée de la bande circumorale de l'*Auricularia*, détachée en un anneau indépendant. Malgré l'apparence, la bande supérieure de la Tornaria n'est donc pas une vraie bande préorale comme celle de la Trochophore. La bande circumorale de la Tornaria n'est pas non plus disposée comme la postorale de la Trochophore et il ne reste que les circumorales qui puissent être exactement homologuées.

Il ne faudrait peut-être pas attacher trop d'importance au détail de la disposition de ces bandes qui ne sont, en somme, que le reste d'un revêtement ciliaire général. Mais voici qui est plus grave.

Le mésenteron seul de la Trochophore provient de la vésicule endodermique : un stomodæum et un proctodæum, vastes et profonds, forment le pharynx et le rectum, tandis que chez la larve de Bateson, la seule larve du Balanoglossus dont les premiers stades soient connus, les organes correspondants sont endodermiques, et seule la cavité buccale provient de l'ectoderme. Le blastopore de la Trochophore correspond à la bouche, celui de la larve de Bateson correspond à l'Anus. Le mésoderme de la Trochophore se forme de bandes massives naissant au bord du blastopore, celui de la Tornaria se forme au moyen de vésicules entérocœliennes. Le rein céphalique de la Trochophore manque à la Tornaria. Le cœlome préoral de la Tornaria et son pore manquent à la Trochophore. Enfin, le système nerveux de la Trochophore se forme en partie (les masses cérébroïdes) aux dépens de l'épaississement ectodermique de la plaque syncipitale, en partie aux dépens de deux bandes d'épaississements ectodermiques ventrales, c'est-à-dire tout autrement que chez le Balanoglossus.

Il résulte de là, que le Balanoglossus n'est peut-être pas dépourvu de

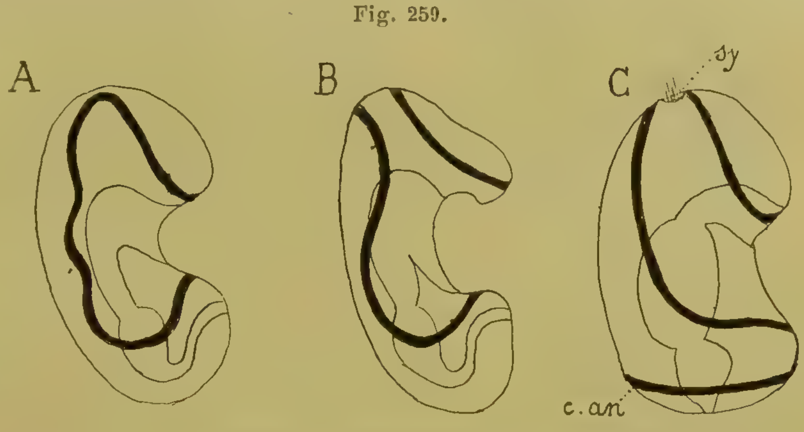
toute relation phylogénétique avec les Annélides, mais que ces relations sont extrêmement lointaines et ne peuvent déterminer la position taxanomique quand il en existe de beaucoup plus étroites avec d'autres animaux.

III

Balanoglossus et Echinodermes.

Jamais il ne fût venu à l'idée de comparer le Balanoglossus aux Echinodermes, si l'on n'eût connu les larves de ces animaux, car les adultes ne présentent aucune ressemblance et les assimilations que l'on a tentées entre quelques-unes de leurs parties, en particulier celle de la trompe avec un ambulacre, ont une base exclusivement embryogénique. Mais, entre la larve *Tornaria* du Balanoglossus (fig. 259, *C*) et les larves *Auricularia* des Holothuries (*A*) et *Bipinnaria* des Astéries (*B*), la ressemblance est si frappante qu'elle a dû naturellement faire penser à une parenté phylogénétique. C'est surtout Metchnikov qui a développé cette théorie.

Fig. 259.



A, *Auricularia*; B, *Bipinnaria*; C, *Tornaria*.
c. an., cercle anal; **sy.**, plaque syncipitale.

Fig. 260.



Larve d'*Antedon* (d'ap. Bury).
c. an., cercle anal; **sy.**, plaque syncipitale.

Les figures ci-contre montrent cette ressemblance en ce qui concerne la forme extérieure, la disposition des bandes ciliées et le tube digestif. Il y a deux différences, cependant; la Tornaria a un *cercle ciliaire circumanal* et une *plaque syncipitale* qui manquent aux larves d'Echinodermes. La première différence est peu significative, la seconde, au contraire, est très importante, car cette plaque a la signification d'un lobe préoral portant un centre nerveux avec des organes des sens; mais elle n'est pas abolue, car les larves d'Astérie ont toutes un rudiment de cette plaque, et celle de l'*Antedon* (fig. 260) la présente dans son complet développement. Dans aucun cas, d'ailleurs, elle ne devient le système nerveux de l'adulte:

c'est un organe purement larvaire correspondant sans doute à un système nervoso-sensitif ancestral disparu.

Fig. 261.



Auricularia (d'ap. Semon).
p., hydropore.

L'organisation intérieure montre une autre ressemblance, c'est la formation chez la larve de l'Echinoderme, aux dépens de la portion supérieure du sac endodermique, d'une vésicule cœlomique qui devient indépendante, va s'ouvrir au dehors par un pore dorsal et présente la plus étroite analogie avec le cœlome de la trompe de la Tornaria, ouvert lui aussi au dehors par un pore dorsal.

Ajoutons que le tube digestif est tout entier endodermique et que l'anus correspond au blastopore chez les trois larves.

Mais là s'arrêtent les ressemblances et l'on a fort exagéré en disant que l'évolution ultérieure de la vésicule détachée de l'endoderme était comparable. Cette vésicule représente, en effet, chez l'Echinoderme, dès ce moment, la totalité des formations d'origine entérocœlienne, non seulement le système aquifère, mais les deux sacs péritonéaux qui se forment tous les trois à ses dépens; tandis que chez la Tornaria elle ne représente que le cœlome de la trompe, et que les sacs cœlomiques du collier et du tronc se formeront ultérieurement et directement aux dépens de l'endoderme. Il en résulte que les vésicules primitives des deux types ne se correspondent pas exactement.

Chez la *Bipinnaria*, l'orifice aquifère appartient primitivement au sac péritonéal gauche, et correspondrait par conséquent plutôt au pore collaire gauche du Balanoglossus; chez l'*Auricularia* (fig. 261 et 262), le pore appartient primitivement à la vésicule aquifère et correspondrait plutôt au pore de la trompe (fig. 263). Chez elle, les sacs péritonéaux se forment aux dépens de la partie inférieure de la vésicule primitive.

Ce qui reste de celle-ci devient le système aquifère, et fournit des

Fig. 262.

Schéma du développement de la larve de *Synapta digitata* (d'ap. Selenka).

A, gastrula montrant l'intestin primitif courbé vers la paroi dorsale; *B*, l'intestin primitif s'ouvre à l'extérieur en formant l'hydropore; *C*, l'entéro-hydrocœle se sépare de l'intestin; *D*, la bouche se forme et l'entéro-hydrocœle s'est séparé de l'intestin.

b., bouche; **blstp.**, blastopore; **p.**, hydropore.

diverticules pour les ambulacres. Or, ce qui reste d'elle, est ce qui correspond le mieux au cœlome de la trompe du Balanoglossus. C'est ce qui autorise Metchnikov à assimiler la trompe à un énorme ambulacre unique.

On voit que l'assimilation ne repose que sur un seul des caractères de l'organe.

Puis, à partir de ce moment, l'évolution prend dans les deux larves des directions absolument divergentes et qui n'ont plus rien de commun. Le système nerveux, en particulier, se forme d'une manière toute différente, par invagination au dos du collier chez le Balanoglossus et par prolifération profonde de l'ectoderme autour de la bouche chez l'Echinoderme. Il est juste, cependant, de remarquer que c'est chez les Echinodermes seulement, en particulier chez les Astéries, que l'on retrouve un système nerveux intra-épidermique général, condensé à certaines places en cordons plus massifs.

Fig. 263.

Auricularia dont la paroi du corps a été enlevée du côté gauche pour montrer la disposition des organes internes (d'ap. Ziegler).
p., hydropore.

Que faut-il conclure de ces faits !

Rejeter toute assimilation, en mettant toute la ressemblance des larves sur le compte de la convergence, nous paraît aussi excessif que de rattacher les uns aux autres des êtres si profondément différents, à cause d'une ressemblance temporaire dans leur développement. Il nous semble que l'on doit les séparer pour rattacher le Balanoglossus aux Procordés avec lesquels il a bien plus de ressemblance, tout en admettant qu'il puisse avoir avec les Echinodermes une parenté éloignée, comme si les Echinodermes s'étaient séparés des ancêtres des Procordés bien avant que ceux-ci eussent pris leurs caractères actuels.

IV

Balanoglossus et Axobranches.

C'est par le *Cephalodiscus* que le Balanoglossus se rapproche des Axobranches, aussi n'avons-nous pas à parler ici de ses relations avec *Phoronis* ou *Rhabdopleura*, les affinités de trois types des Axobranches étant exposées dans le 5e volume de cet ouvrage (1).

(1) Dans leur récent traité de zoologie, Parker et Haswell réunissent sous le nom d'*Adelochorda* le *Balanoglossus*, le *Cephalodiscus* et le *Rhabdopleura*, laissant en dehors du groupe le genre *Phoronis*.

Le Cephalodiscus a un grand *lobe préoral* musculeux, fort différent de forme de la trompe du Balanoglossus, mais qui offre exactement les mêmes rapports. Ce lobe préoral est en outre creusé d'une cavité qui communique avec le dehors par une paire de pores comparables au *pore de la trompe*, parfois double, du Balanoglossus. La portion postorale du corps est en apparence simple, mais en fait divisée par un diaphragme complet en deux parties qui correspondent parfaitement au collier et au tronc du Balanoglossus. Cette ressemblance est accentuée par le fait que la portion correspondant au collier est, comme chez le Balanoglossus, divisée en deux parties par un double mésentère pharyngien et communique avec le dehors par une paire de pores entièrement comparables aux pores collaires. Le pharynx est percé d'une paire de fentes débouchant au dehors et ces fentes, bien qu'elles ne soient pas respiratoires (l'animal ayant les branchies externes), peuvent être comparées aux *fentes branchiales* du Balanoglossus (1).

L'organe central du *système nerveux* reste superficiel et épidermique chez le Cephalodiscus, mais la localisation reste rigoureusement la même que chez le Balanoglossus et il en est de même chez *Rhabdopleura* et chez la larve *Actinotrocha* de *Phoronis*. Il y a même à la base dorsale de la trompe chez Cephalodiscus une dépression que l'on peut comparer au neuropore. Enfin, il existe une *notocorde* située tout à fait de la même façon que chez le Balanoglossus (2).

(1) Le fait que ces fentes ne servent pas à la respiration, mais seulement à l'évacuation de l'eau perd de son importance si l'on admet relativement à ces organes une suggestion très intéressante de Brooks. Ce naturaliste pense que la respiration pharyngienne s'étendait primitivement à la totalité du tube digestif et qu'elle s'est limitée ici au pharynx, comme elle s'est limitée, chez les Oursins, à la seconde anse intestinale et, chez les Copépodes ou certains Insectes (mais par une autre voie) au rectum. Le pharynx d'ailleurs ne possède ici aucune différenciation branchiale, pas plus que l'intestin des Oursins ou le rectum des Copépodes, et ne permet la respiration du liquide cavitaire que par la minceur de ses parois. Ce n'est là qu'un de ces faits de division du travail dont il y a tant d'exemples. Dès lors, les fentes pharyngiennes se sont percées simplement pour évacuer l'eau qui sans cela irait délayer les sucs digestifs, atteignant par une autre voie le but pour lequel s'est formé le siphon chez les Oursins. Chez le Cephalodiscus, la formation des branchies collaires a rendu inutile le perfectionnement et l'augmentation de nombre des fentes pharyngiennes, tandis que chez le Balanoglossus et les Procordés, un organe spécial de l'hématose s'est formé sur la paroi de ces fentes.

(2) D'après Masterman, la notocorde du Cephalodiscus serait représentée non par le diverticule pharyngien dont il fait l'homologue de la vésicule cardio-péricardique du Balanoglossus. Il se fonde pour cela sur l'absence de conformité histologique, l'épithélium du diverticule pharyngien du Cephalodiscus ne subissant pas la différenciation vacuolaire caractéristique, et sur l'ignorance où nous sommes de son origine endodermique ou ectodermique, puisque on ne sait si le pharynx du Cephalodiscus provient de l'archenteron ou d'un stomodaeum. Il trouve l'homologue de la corde dans une paire de très courts diverticules pharyngiens situés plus bas, à une profondeur où sûrement ils proviennent de l'endoderme et dont les parois sont tapissées de cellules vacuolisées. En raison de cette origine paire de la notocorde, il propose pour nos Axobranches un groupe de *Diplochorda* qu'il oppose aux *Hemichorda* (Balanoglossus) chez lesquels les rudiments latéraux pairs se sont fusionnés en un organe impair médian. Les *Diplochorda* et les *Hemichorda* forment les *Archichorda* qui s'opposent aux

Par contre, les différences sont nombreuses aussi :

La *forme du corps* est toute autre;

Le *tube digestif* est contourné en U et l'*anus* est situé dorsalement et très haut comme chez les Bryozoaires;

Il y a sur le dos du collier une touffe de *branchies* plumeuses;

Le corps se prolonge en un *pédoncule* apte à *bourgeonner* et terminé par une ventouse (1);

Il n'y a pas d'*appareil circulatoire*;

Les *organes génitaux* ne sont pas métamériques;

Enfin, il n'y a qu'une seule paire de *branchies*.

On le voit, les ressemblances sont balancées par d'importantes différences; mais elles sont d'une nature si spéciale, portent sur des caractères si exceptionnels qu'il semble impossible de les mettre sur le compte d'un fait banal de convergence, d'autant plus que les mœurs des deux types ne sont guère semblables.

V

Balanoglossus et Amphioxus.

Les affinités du Balanoglossus avec les Vertébrés ne peuvent s'établir que par l'intermédiaire de l'Amphioxus, et comme ses relations avec l'Amphioxus ont été expliquées dans le premier article de ce chapitre, nous pourrions ne pas revenir sur ce sujet. Cependant, vu son importance, nous croyons utile de résumer ici les principaux arguments pour et contre qui se trouvent trop disséminés dans le chapitre auquel nous faisons allusion. Mais, pour éviter des répétitions inutiles, nous ne discuterons ici que les points passés sous silence, renvoyant pour le détail des autres à ce chapitre et au reste de l'ouvrage.

Les affinités du Balanoglossus avec les Vertébrés sont très vivement discutées, niées avec énergie par Spengel, affirmées par les autres Anglais, principalement Bateson, Lankester, Mac Bride, Willey, etc.

1° *Système nerveux.* — Le cordon nerveux du collier rappelle la moelle épinière de l'Amphioxus par sa situation dorsale, sa structure, son

---

Euchorda comprenant les *Cephalochorda* (Amphioxus), les *Urochorda* (Tuniciers) et les *Holochorda* (Vertébrés). Harmer combat vivement ces opinions et soutient l'ancienne manière de voir (Voir vol. V de notre traité page 179 à 181). La question du vrai homologue de la corde du Cephalodiscus ne pourra être tranchée que quand on connaîtra le développement de cet animal, mais la solution est indifférente dans le cas actuel, puisque, ici ou là, on s'accorde à reconnaître l'existence de la corde chez cet animal.

(1) Morgan a cependant signalé à l'extrémité de l'abdomen du Balanoglossus, au moment où il vient de franchir la phase larvaire, un petit *prolongement postanal* conique servant à la fixation. Mais rien n'indique que cet organe puisse être homologué à la ventouse du Cephalodiscus.

canal central et son mode de formation par invagination ; et c'est là un caractère d'autant plus important qu'il ne se présente chez aucun Invertébré. Il est vrai qu'il ne s'étend que dans une partie restreinte de la longueur du corps, mais c'est là une question de quantité et non qualité. Spengel objecte que l'invagination détermine seulement l'enfoncement sous la peau d'une bandelette nerveuse déjà définie comme telle quand elle appartenait à l'ectoderme : objection sans valeur, puisqu'il en est ainsi chez tous Vertébrés.

2° *Notocorde.* — L'assimilation du diverticule pharyngien à une notocorde repose sur ses rapports avec l'endoderme, son origine embryogénique, sa situation en avant du cordon nerveux et sa structure. Pour ce qui est de cette dernière, Spengel objecte que les cellules ont une disposition épithéliale autour d'un canal central persistant, ce qui prouve seulement que la notocorde de l'Amphioxus est restée à un stade de développement que dépasse celle des Vertébrés, car, chez ceux-ci, elle commence toujours par former un tube épithélial.

Plus grave est l'objection du même auteur, tirée des rapports avec le système sanguin, car elle est *en avant* du vaisseau dorsal, tandis que celles des Vertébrés *en arrière*. Mais Mac Bride fait observer avec beaucoup de raison que, si la notocorde des Vertébrés ne se séparait qu'incomplètement du tube digestif, elle ne saurait laisser place à un vaisseau entre elle et ce tube. La situation dorsale par rapport au vaisseau dorsal ne peut donc être que secondaire. On sait d'autre part que les vaisseaux cèdent le pas d'ordinaire aux autres organes et se logent où ils peuvent, vu qu'ils se forment à un stade relativement tardif par orientation de lacunes intersticielles. Chez le Balanoglossus, le vaisseau dorsal ne saurait franchir le point d'union persistant de la notocorde avec le pharynx sans devenir ventral ou se bifurquer. Une différence entre le Balanoglossus et les Vertébrés est donc inévitable. Il pourrait se bifurquer comme chez l'Amphioxus. Au lieu de cela il passe en arrière, c'est une différence, mais elle ne paraît pas capitale (1).

3° *Les branchies.* — Leur similitude est si évidente dans les deux

(1) E. Perrier [98] conteste que la notocorde du Balanoglosse puisse être l'homologue de celle de l'Amphioxus et des Vertébrés, en se fondant sur ce que les causes déterminantes de sa formation et de sa structure seraient différentes. D'après lui, le système nerveux et les diverticules cœlomiques de l'Amphioxus et des Vertébrés étant le siège d'une nutrition très active, affameraient les cellules de la corde situées entre eux, et c'est sous l'influence de cette pénurie d'aliments que les cellules cordales se vacuoliseraient et prendraient leur caractère histologique. Chez le Balanoglosse, les rapports n'étant plus les mêmes, les cellules du diverticule pharyngien ne sauraient devoir leur vacuolisation à la même cause, et par suite ce diverticule ne pourrait être homologué à la corde. Nous ferons remarquer que le déterminisme des caractères de la corde invoqué par E. Perrier est purement hypothétique et même extrêmement improbable, surtout pour les Vertébrés pourvus d'un vitellus abondant qui fournit aux rudiments des organes les substances nécessaires à leur développement sans affamer leurs voisins. Il serait plus logique de retourner la proposition et de dire : la preuve que la cause invoquée par E. Perrier est inexacte, c'est qu'une structure semblable se trouve dans la corde du Balanoglosse chez lequel cette cause ne saurait intervenir.

types qu'il faut que Spengel soit bien aveuglé par des idées préconçues pour ne pas la reconnaître. — Nous ne reviendrons sur ses objections et les réponses qu'on y peut faire, les ayant déjà discutées plus haut. (Voir page 321.)

4° *Les cavités cœlomatiques.* — Les récentes recherches de Mac Bride [98] ont montré qu'il y avait sous ce rapport entre l'Amphioxus et le Balanoglosse une ressemblance beaucoup plus étroite qu'on n'aurait cru. Il suffit de comparer les schémas ci-contre (fig. 264 à 267) pour constater une ressemblance évidente entre la cavité supérieure impaire du premier et le cœlome de la trompe du second, entre les cavités collaires de celui-ci et la paire supérieure de poches de celui-là, enfin entre les vésicules inférieures formant chez l'un et l'autre une seule paire qui reste indivise il est vrai chez le Balanoglosse, tandis qu'elle se segmente en myotomes chez l'Amphioxus.

Fig. 264.

Schéma de la formation des cavités cœlomiques chez *Amphioxus* (d'ap. Mac Bride).

c. ceph., cavité céphalique; **c. coll.**, cavité collaire; **c. tc.**, cavité du tronc; **som.**, somite.

Fig 265.

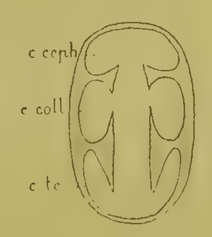


Schéma de la formation des cavités cœlomiques chez *Balanoglossus* (d'ap. Mac Bride).

c. ceph., cavité de la trompe; **c. coll.**, cavité collaire; **c. tc.**, cavité du tronc.

Fig. 266.

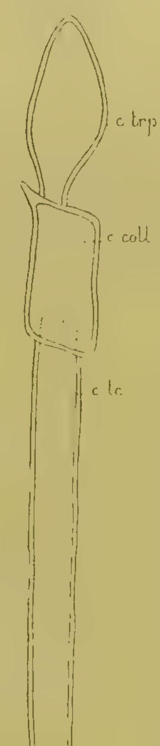


Schéma montrant de profil les cavités cœlomiques du *Balanoglossus* (d'ap. Mac Bride).

c. coll., cavité collaire; **c. tc.**, cavité du tronc; **c. trp.**, cavité de la trompe.

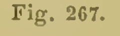

Fig. 267.



Schéma montrant de profil les cavités cœlomiques de l'*Amphioxus* (d'ap. Mac Bride).

c. ceph., cavité céphalique; **c. coll.**, **c. tc.**, cavité du tronc.

5° *Le squelette de la trompe, des branchies et tout le système conjonctif* présentent des ressemblances indéniables que nous avons exposées et des différences qui s'expliquent suffisamment par le perfectionnement plus grand de tous les systèmes de l'Amphioxus qui est à un degré plus élevé de l'échelle des animaux. Rappelons aussi l'indice de gouttières épipharyngiennes et d'endostyle, le rudiment de cavité péribranchiale du *B. Kupfferi* et l'assimilation possible des pores collaires aux entonnoirs atrio-cœlomiques de Ray Lankester.

Par contre, la non annulation du corps, la non segmentation du mésoderme et surtout l'absence presque complète de ressemblance entre les formes larvaires sont des différences importantes. Cette dernière même serait capitale et pourrait faire écarter toute idée de rapprochement si l'on était en état d'affirmer que ces larves présentent une réelle reproduction de la phylogénèse. Or, pour le Balanoglossus tout au moins, il est fort possible que la larve doive une bonne partie de ses caractères à une adaptation à la vie pélagique.

En somme, le Balanoglossus nous semble présenter des affinités lointaines avec les Echinodermes, plus lointaines encore avec les Annélides, moins éloignées peut-être avec les Géphyriens dont il se rapproche par Axobranches; mais ses affinités immédiates nous semblent être avec les Procordés auxquels nous les rattachons. Il représenterait un stade de l'évolution du Vertébré antérieur à l'Amphioxus et dans lequel la métamérisation du tronc n'aurait pas encore commencé à se montrer.

VI

Amphioxus et Tuniciers.

Comme celles de l'Amphioxus et du Balanoglossus, les relations du Balanoglossus avec les Tuniciers ont été traitées dans le premier article de ce chapitre. Nous ne croyons même pas utile de les résumer ici, ces relations étant bien connues et n'étant plus guère contestées. Un point seulement mérite d'être discuté, c'est la question de savoir si les Tuniciers sont des Procordés dégénérés ou si l'Amphioxus et les Vertébrés sont des Tuniciers ayant acquis une segmentation métamérique du tronc. La question est universellement tranchée dans le premier sens en raison de la disparition de la queue chez le Tunicier adulte. Cependant Brooks a émis une théorie remarquable qui ferait descendre les Tuniciers et tous les Chordata de l'Appendiculaire. Mais cette question sera traitée à la fin de ce chapitre, dans un article spécial sur l'origine des Vertébrés auquel nous préférons renvoyer.

VII

Amphioxus et Annélides.

Plusieurs des caractères qui éloignent l'Amphioxus des Vertébrés (et ils sont nombreux comme on le verra bientôt) rapprochent cet être des Invertébrés et, dans une certaine mesure, des Annélides. La segmentation totale du mésoderme, la métamérisation des organes génitaux et surtout les tubules de Boveri, si semblables à des organes segmentaires, ont été invoqués par S. Minot comme établissant pour l'Amphioxus des affinités

plus étroites avec les Annélides qu'avec les Vertébrés. Tout en reconnaissant la signification annélidienne de ces caractères, nous ne pouvons absolument pas les mettre en balance avec les caractères bien autrement importants tirés de la corde dorsale, du système nerveux central et du pharynx branchial. Comme cette comparaison va trouver place à propos des affinités de l'Amphioxus avec les Vertébrés, nous nous contentons ici des indications qu'on vient de lire pour passer à ce second sujet.

VIII

Amphioxus et Vertébrés.

Au premier rang des caractères qui rapprochent l'Amphioxus des Vertébrés sont ceux qui donnent aux Procordés leur signification de groupe de passage entre les Vértébrés et les Invertébrés : le système nerveux, la corde dorsale et les fentes branchiales du pharynx.

Système nerveux. Sens. — Bien supérieur à celui du Balanoglossus qui ne règne que dans une région restreinte du corps et à celui des Tuniciers qui n'a des caractères de Vertébrés que pendant la vie larvaire, le système nerveux de l'Amphioxus présente une étroite ressemblance avec celui des Vertébrés. Comme ce dernier, c'est un cordon dorsal, régnant dans toute la longueur du corps, percé d'un étroit canal épendymaire qui se dilate dans la région céphalique en une cavité comparable à l'ensemble des ventricules de l'encéphale. En outre, il présente ses éléments ganglionnaires à l'intérieur, contrairement à ce qui a lieu chez les Invertébrés, et il émet des paires de nerfs régulières, en parties motrices en partie sensitives, ces dernières dorsales par rapport aux autres, selon la règle des Vertébrés.

Ce sont là des ressemblances d'autant plus significatives qu'elles ne se rencontrent nulle part ailleurs dans le règne animal. Mais à côté de de cela il existe des différences capitales.

Il n'y a pas argument à tirer de la non correspondance des paires de nerfs droites et gauches, chez un animal qui présente dans tous ses organes une dyssymétrie semblable sinon plus grande. Mais voici des différences dont la valeur ne saurait être contestée.

Les nerfs dorsaux et les ventraux ne sont pas des racines de nerfs mixtes : ils se rendent isolément à leurs destinations respectives.

Les nerfs dorsaux n'ont pas de ganglion et ils ne sont pas exclusivement sensitifs, puisque l'une de leur branches innerve les muscles ventraux.

Les nerfs ventraux sont exclusivement moteurs, mais ils ne sont pas condensés en un faisceau.

Non seulement il n'y a pas de renflements dorsal et lombaire sur le

cordon médullaire, ce qui s'explique suffisamment par l'absence de nombres, mais l'extrémité céphalique, au lieu d'être renflée est plus mince au contraire que la partie moyenne. Enfin, il n'y a pas trace des parties essentielles de l'encéphale du Vertébré, cervelet, lobes optiques, glande pinéale.

Il n'y a pas non plus d'hypophyse proprement dite, mais peut-être le neuropore peut-il en être considéré comme le rudiment pour les raisons que nous avons indiquées à propos de cet organe dans l'article nº 1 de ce chapitre (p. 326).

L'absence d'*yeux pairs* (car la tache pigmentaire ne saurait être considérée comme leur rudiment, pas plus d'ailleurs qu'elle ne correspond, étant au delà du neuropore, à l'œil pinéal qui est en deçà) et surtout des *vésicules auditives*, ces dernières ne manquant à *aucun* Vertébré, constitue un caractère différenciel de haute valeur. L'absence de l'*organe nasal* est non moins certaine, car la fossette olfactive, eût-elle vraiment la fonction qu'indique son nom, diffère essentiellement par ses relations avec le neuropore, même de l'organe olfactif impair de la Lamproie.

Notocorde. — La corde dorsale est aussi un trait de vertébrisme non moins caractéristique. Ce n'est plus là, en effet, un organe à homologies contestables, comme chez le Balanoglossus, ou embryonnaire, comme chez le Tunicier : c'est une vraie corde de Vertébré avec tous ses caractères essentiels. En un seul point elle diffère de celle de ces animaux, c'est par son prolongement préoral. Mais celui-ci, par sa séparation plus tardive et en direction inverse (ascendante), se manifeste comme une formation secondaire, adaptative, destinée à fournir au rostre la rigidité nécessaire.

Fentes branchiales. — Dans leur disposition essentielle, les fentes branchiales de l'Amphioxus sont comparables à celles des Poissons, et c'est là une assimilation dont nous avons déjà montré la haute importance. Mais elles en diffèrent par leur nombre et par les languettes qui les subdivisent [1].

En outre de ces trois grands caractères essentiels, il existe de nombreuses ressemblances de détail et d'importantes différences aussi que nous allons maintenant exposer dans un ordre méthodique.

Membres et nageoires. — L'absence complète de membres est un caractère capital, ainsi que la disposition des nageoires impaires et de leur squelette. Mais les Cyclostomes dépourvus de membres aussi et à nageoires impaires à peine soutenues par des rayons cartilagineux

---

(1) *Thymus.* — Cependant WILLEY a cherché à montrer que ces languettes sont représentées par le *thymus* des Vertébrés qui en serait le reste dégénéré et transformé. DOHRN a montré en effet que, chez les Sélaciens, le thymus se développe par des bourgeons épithéliaux qui prennent naissance à l'angle dorsal de chaque branchie et font, à un moment, saillie dans la fente branchiale, puis se retirent vers la ligne médiane pour y subir son évolution spéciale.

fournissent un terme de transition qui rend la différence moins capitale.

Squelette. — Il en est de même pour le squelette, mais ici la divergence est plus tranchée, surtout en ce qui concerne le crâne et le rachis, car les Cyclostomes eux-mêmes ont un crâne et un rachis partiellement cartilagineux. Cependant, il faut reconnaître dans la substance squelettogène et l'ensemble du système conjonctif de l'Amphioxus un vaste appareil auquel il ne manque que des différenciations locales plus nombreuses et plus accentuées pour ressembler à l'ensemble du système conjonctivo-squelettique de n'importe quel Vertébré. Malgré les grandes différences de détail, le squelette branchial correspond à un système hyoïdien, les arcs cirrifères à un squelette labial, et les soutiens des nageoires à des rayons de nageoires. De même pour l'enveloppe conjonctive de la moelle et de la vésicule cérébrale qui sont au moins la matière première d'un crâne et d'un rachis.

Musculature. — Les muscles latéraux segmentés en nageoires constituent une ressemblance de haute valeur avec les Poissons en même temps qu'ils accentuent le métamérisme qui manque aux autres Procordés et les éloigne des Vertébrés.

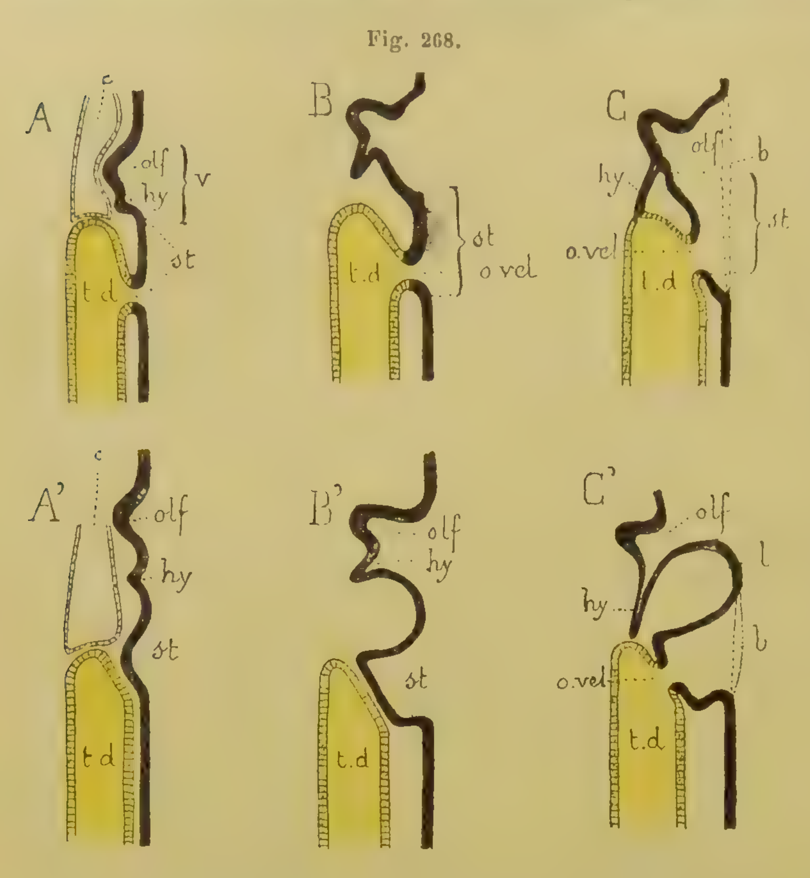
Appareil digestif. — La *bouche*, par l'absence de mâchoires, s'écarte fortement du type Vertébré; mais, ici encore, les Cyclostomes forment un terme de transition par leur squelette labial remplaçant les vraies mâchoires et comparable aux arcs cirrifères de l'Amphioxus. Les homologies de la bouche et de ses diverses parties ont été très discutées. Nous avons déjà indiqué que deux opinions principales sont en présence : l'une d'après laquelle la bouche est un organe primitivement latéral qui représente une fente branchiale gauche, ou plus particulièrement l'évent gauche des Sélaciens (VAN WIJHE), et qui aurait succédé à une bouche primitive, *palæostome*, représenté par l'organe de Hatschek, l'autre d'après laquelle la bouche de l'Amphioxus serait la bouche dorsale de l'Ascidie, primitivement en rapport avec le neuropore, mais séparée de celui-ci et refoulée latéralement par la corde dorsale dans son extension vers le rostre.

Les recherches récentes de LEGROS [98] sont venues jeter un jour tout nouveau sur ces questions en montrant que la fossette de Hatschek correspond à l'invagination nasale primitive du Vertébré, à la *fossette de Rathke* située immédiatement en avant du stomodæum et que le tube qui en part (nephridium de Hatschek) correspond à l'hypophyse (1). Les rapports sont tout à fait ceux que l'on observe chez les Cyclostomes, chez l'Ammocète de la Lamproie et chez la Myxine adulte. La comparaison

(1) Nous avons vu plus haut que, si les observations de MAC BRIDE [98] sont exactes, cette homologation est entièrement à rejeter, le nephridium n'étant que la persistance du canal de communication entre la vésicule mésodermique supérieure gauche et le tube digestif. Entre deux travaux, également dignes d'attention et si récents que nous avons dû introduire les modifications qu'ils apportaient au moment où notre ouvrage était sous presse, il nous est impossible de nous prononcer.

des croquis ci-contre (fig. 268) montre la correspondance des parties. La seule différence avec les Vertébrés supérieurs consiste en ce que, chez l'Amphioxus comme chez les Cyclostomes, l'invagination hypophysaire se fait au fond de la dépression olfactive au lieu de se faire au fond du stomodæum. Dès lors, la bouche de l'Amphioxus adulte, *oral hood* de Lankester, correspond non à la bouche du Cyclostome ou du Vertébré, mais à toute la région qui comprend chez ceux-ci la bouche et le nez. Ce qui, chez les Vertébrés y compris les Cyclostomes, constitue la lèvre supérieure, correspond à la partie cilifère située, chez la larve de l'Amphioxus, sur la plaque ectodermique buccale entre la fossette préorale et la bouche larvaire, et chez l'Amphioxus adulte à une étroite zone située dorsalement entre l'organe rotateur et le velum. Quant à la bouche larvaire, tout le monde s'accorde à la considérer comme correspondant non à l'entrée du stomodæum du Vertébré, mais à l'entrée de son pharynx, à l'orifice d'effraction qui perce le fond du stomodæum pour le mettre en communication avec la cavité endodermique. Le velum de l'Amphioxus, production du bord libre de la bouche larvaire, correspond exactement au velum du Cyclostome.

Fig. 268.



Comparaison du développement des organes céphaliques chez *Amphioxus* et chez l'*Ammocète* (d'ap. Legros).

A, B, C, figures se rapportant à l'*Amphioxus;* A', B', C', stades correspondants de l'*Ammocète.*

b., bouche; **hy.**, hypophyse; **l.**, lèvre supérieure de l'*Ammocète;* **olf.**, fossette olfactive; **o. vel.**, orifice du velum; **st.**, stomodæum; **t. d.**, tube digestif.

Normalement, le stomodæum se forme d'abord, et la bouche se perce ensuite au fond de cette invagination. Chez l'Amphioxus, la perforation se produit d'abord (bouche larvaire) dans la plaque ectodermique buccale qui représente une sorte de stomodæum non invaginé, et la cavité buccale de l'adulte (*oral hood* de Lankester) se forme ensuite autour d'elle par un double repli. Ce repli buccal correspond, sauf qu'il comprend la fossette de Hatschek dans son intérieur (fossette nasale),

au bourrelet qui limite, chez les Vertébrés, le bord du stomodæum.

Le *velum* se retrouve chez l'Ammocète, mais la *langue*, présente à un degré quelconque chez tous les Vertébrés, manque à l'Amphioxus.

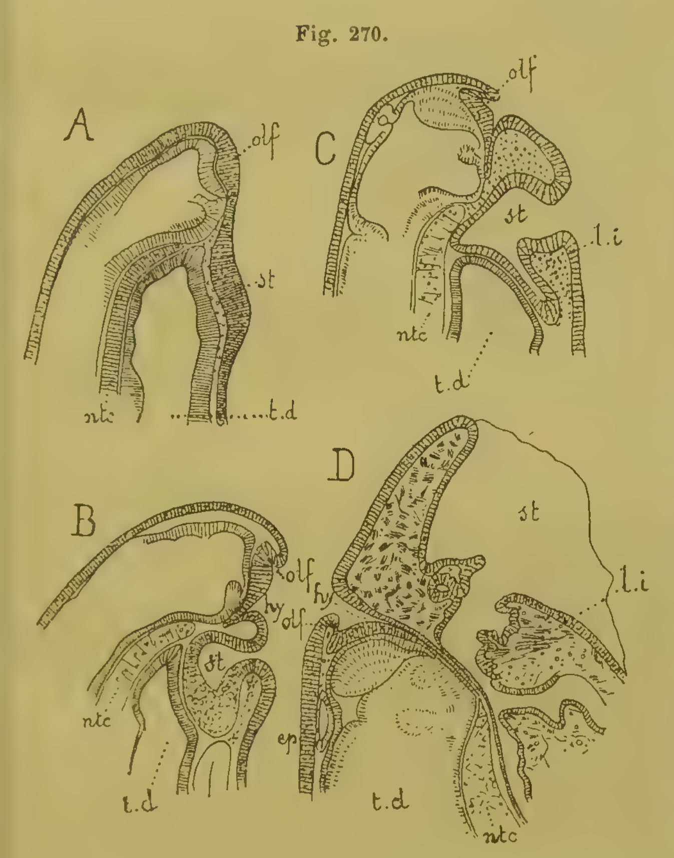
Dans le *pharynx*, nous n'avons pas à revenir sur les fentes branchiales, mais nous devons parler de ses autres organes. Il y a là tout un appareil glandulaire et vibratile qui constitue un des principaux traits de ressemblance avec les Tuniciers et paraît n'avoir aucun représentant chez les Vertébrés. Il n'en est rien. L'*endostyle* a un représentant inattendu dans le *corps thyroïde*, ainsi que l'a démontré W. Müller. Chez l'Ammocète en voie de développement (fig. 269), l'endostyle (*th.*) se présente avec des caractères qui ne permettent pas de le méconnaître : il est seulement plus court s'étendant seulement jusqu'à la cinquième branchie, puis on voit cette gouttière s'enfoncer et se transformer en un sac ovoïde qui, chez l'Ammocète achevé, communique encore avec le pharynx par un trou situé entre les branchies de la quatrième paire; enfin, chez la Lamproie, ce trou se ferme et le sac épithélial se transforme en un amas de follicules brunâtres constituant une glande thyroïde incontestable.

Fig. 269.

Coupe sagittale à travers l'extrémité supérieure du corps de l'Ammocète. *A*, larve dès après l'éclosion (im. Gegenbaur) ; *B*, larve un peu plus avancée (im. Balfour).

au., vésicule auditive; **b.**, bouche avec le velum au fond; **br.**, poches branchiales; **c.**, cœur; **ép.**, épiphyse; **olf.**, organe olfactif; **th.**, invagination du corps thyroïde.

Fig. 270.



Développement du stomodæum, de la fossette olfactive et de l'hypophyse chez l'*Ammocète* (d'ap. Dohrn).

A, B, C, D, stades successifs du développement; **ep.**, épiphyse; **hy.**, hypophyse; **l. i.**, lèvre inférieure; **ntc.**, notocorde; **olf.**, fossette olfactive; **st.**, stomodæum; **t. d.**, tube digestif.

Bien plus, chez cette même Ammocète (fig. 270), on voit partir de la partie supérieure de l'orifice du sac thyroïde, une paire d'*arcs ciliés* tout à fait comparables à ceux de l'Amphioxus, qui contournent le pharynx, un

de chaque côté, vont se rejoindre dorsalement et courent de haut en bas jusqu'à l'entrée de l'œsophage, tout à fait comme chez l'Amphioxus pour la *gouttière épipharyngienne*. Même, ces deux bandes ciliées se recourbent une seconde fois, vers le haut, et vont rejoindre, en suivant la face ventrale du pharynx, l'extrémité inférieure du sac thyroïde (¹).

L'*estomac*, l'*intestin* ne présentent rien de particulier; l'*anus* est intéressant, moins par sa déviation légère à gauche, dont nous connaissons la cause mécanique, que par sa situation non terminale par suite du développement d'une région postanale du corps correspondant à la *queue* des Poissons.

Le *foie* est à citer pour ses grandes dimensions et l'extrême simplicité de sa structure. N'était sa situation, on serait plutôt tenté de le comparer aux appendices pyloriques des Poissons.

Fig. 271.

Face ventrale du tétard de *Rana clavata* (d'ap. Willey).
b, bouche; **o. cl.**, ouverture du cloaque; **sp.**, spiraculum.

Cavités générale et péribranchiale. — Il y a peu à dire de la première qui est d'origine entérocœlienne comme chez les Vertébrés, et ne doit les particularités très spéciales de sa forme qu'au développement de la cavité péribranchiale.

Celle-ci au contraire semble constituer une différence capitale entre les deux types. Mais, en y regardant de près, on voit que certains Vertébrés présentent des formations comparables. L'opercule des Téléostéens constitue une sorte d'atrium pour les branchies; le canal qui, chez la Myxine, recueille l'eau issue des branchies pour la conduire au dehors à un pore unique ventral est déjà quelque chose de plus semblable; et la ressemblance devient tout à fait frappante lorsque l'on établit la comparaison avec la cavité atriale du tétard de la Grenouille (fig. 271). On sait que chez ces animaux, il se développe, par-dessus les orifices branchiaux externes, une sorte de tablier membraneux qui se soude à la paroi ventrale du corps, sauf en un point qui constitue un *spiraculum* tantôt médian, tantôt latéral. Il est fort probable

(¹) DOHRN a cherché à prouver que le sillon péricoronal des Tuniciers et de l'Ammocète (et par suite celui de l'Amphioxus) serait l'homologue des évents des Sélaciens, et ceux-ci les homologues des pseudobranchies des Ganoïdes et des Téléostéens, toutes ces formations représentant des évolutions diverses d'une paire de fentes branchiales située au-dessus de celles qui ont persisté comme telles, entre l'arc hyomandibulaire et l'arc hyoïdien, d'où cette conclusion que les Tuniciers et l'Amphioxus sont des Poissons dégénérés. VAN BENEDEN et JULIN ont montré le peu de validité de ces homologations et conclu avec raison : 1° que les Tuniciers sont des êtres dégénérés, mais non des Poissons dégénérés, car ils ne se sont jamais élevés au stade Poisson et se sont détachés avant l'origine des Poissons du tronc des Procordés; 2° que l'Amphioxus ne montre point de signes de dégénérescence et forme un court rameau ascendant du tronc des Procordés, détaché, lui aussi, avant l'origine des Poissons.

que, phylogénétiquement ces diverses formations ne dérivent pas les unes des autres, mais il n'y en a pas moins chez certains Vertébrés une tendance et une aptitude à développer par un processus d'ailleurs, passablement différent de celui de l'Amphioxus, des replis qui se soudent pour circonscrire une chambre péribranchiale.

Appareil circulatoire. — Pour ce qui est de la disposition générale des principaux vaisseaux et de la direction des courants, il y a ressemblance parfaite entre l'Amphioxus et les Vertébrés : les artères branchiales ne diffèrent que par leur nombre des *arcs aortiques* et le retour du sang veineux de l'intestin a lieu par un système *porte hépatique*. Mais une différence importante existe dans l'absence de *cœur* comparable à celui des Vertébrés, les *bulbilles* et l'artère branchiale contractile ressemblant plutôt sous ce rapport aux organes d'impulsion de certains Annélides. Cependant, il ne faut pas perdre de vue que le cœur n'est qu'un point du système vasculaire où l'élément musculaire est particulièrement développé.

Organes de l'excrétion. — L'Amphioxus possède deux organes excréteurs qui l'un et l'autre sont conformes à ceux des Invertébrés. Les îlots épithéliaux de la cavité péribranchiale ne peuvent être comparés qu'aux cellules excrétrices de la cavité péritonéale de certains Invertébrés inférieurs (Gephyriens, Bryozoaires) et encore faut-il pour cela faire abstraction de leur origine ectodermique (¹) ; et les tubules de Boveri sont la représentation presque exacte des organes en lacet des Annélides. Ils en diffèrent, il est vrai, par la multiplicité de leurs ouvertures péritonéales; mais S. MINOT fait remarquer qu'il suffirait d'imaginer entre eux des anastomoses longitudinales qui s'orienteraient en un canal rectiligne pour avoir l'image du *pronephros* d'un Vertébré. Et ce n'est pas là une pure imagination, car E. MEYER a trouvé des anastomoses de ce genre dans des Annélides adultes (²) et les observations de PRICE

Fig. 272.

Extrémité supérieure de *Lanice conchylega* montrant les néphridies (d'ap. E. Meyer).

b., bouche ; **cd.**, conduit longitudinal des néphridies ; **o.**, orifices externes des néphridies ; **p.**, orifices cœlomiques des néphridies ; **tt.**, tentacules.

(¹) Cela montre, par parenthèse, un curieux exemple de la non spécificité des feuillets : un ectoderme remplissant une fonction essentiellement endodermique parce qu'il a pris les caractères topographiques d'un mésoderme. Si l'on voulait s'en tenir aux homologies blastodermiques, c'est aux glandes sudoripares (!) qu'il faudrait comparer le rein de l'Amphioxus.

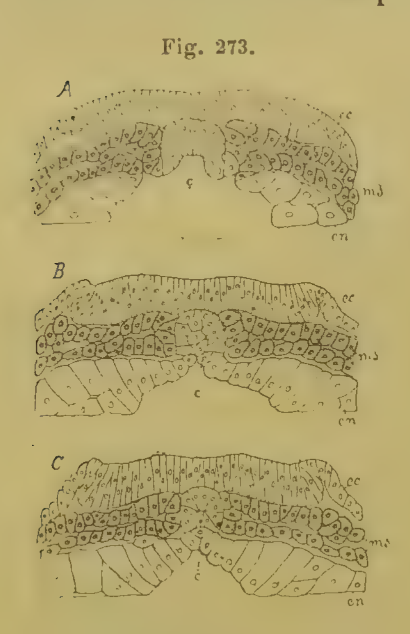
(²) Ces anastomoses se présentent chez *Perichæta* (BEDDARD), chez *Pontobdella* (BOURNE), chez les Capitellides (EISIG) et chez deux espèces de Térébelliens, *Loimia medusa* (E. MEYER) et *Terebella conchylega* (MEYER et CUNNINGHAM indépendamment l'un de l'autre). Ici, ce ne sont pas des anastomoses irréguliers, mais un canal longitudinal continu. Chez *Terebella conchylega* (fig. 272) les organes segmentaires

sur les Myxinoïdes et de RABL sur les Elasmobranches tendent à montrer que c'est réellement par ce processus que s'est formé le canal pronéphrétique des Vertébrés.

Organes reproducteurs. — Les organes sexuels diffèrent de ceux des Vertébrés par leur structure, par le mode d'évacuation des produits sexuels, et surtout par leur disposition métamérique qui les rapproche de ceux des Annelés.

Développement. — Les premiers phénomènes du développement présentent entre les deux types des différences en apparence considérables, mais qui tiennent à une condition bien secondaire, l'absence du deutolécithe chez l'Amphioxus et sa présence en proportion plus ou moins grande chez les Vertébrés. C'est pour cela que chez ceux-ci la segmentation est parfois incomplète, que la cavité du blastocœle est toujours plus réduite, l'invagination gastrulienne moins franche. La corde et le système nerveux central se forment d'une façon semblable et le mésoderme que l'on croyait être une formation massive chez les Vertébrés s'est montré, par l'étude de quelques types plus faciles à interpréter (le Triton par exemple) comparable plutôt à un entérocœle à cavité virtuelle (fig. 273). Une différence plus importante consiste en ce que la segmentation du mésoderme est primitive et totale chez l'Amphioxus comme chez les Annélides. Les saccules mésodermiques sont en effet d'emblée métamériques et le cœlome indivis résulte d'une atrophie secondaire de la partie ventrale des cloisons de séparation, tandis que chez le Vertébré la portion dorsale du mésoderme se segmente seule pour former les protovertèbres, et la fente cœlomique est dès son origine continue et insegmentée.

Fig. 273.



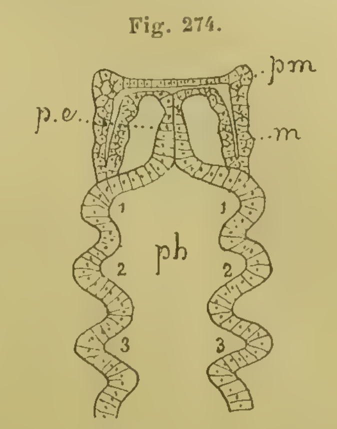
Trois coupes transversales de la région dorsale, montrant la formation de la corde dorsale chez le Triton (d'ap. O. Hertwig).
c., corde dorsale; **ec.**, ectoderme; **en.**, endoderme; **ms.**, mésoderme.

Par contre, une ressemblance inattendue se montre dans la portion céphalique du cœlome. La recherche de KASTCHENKO, de J. PLATT, et surtout de KUPFFER ont montré que les *cavités céphaliques* des Poissons inférieures dont les parois donnent naissance à divers muscles de la tête, proviennent des deux prolongements latéraux de la portion préorale du

anastomosés forment deux groupes, un dans la région céphalique et un dans la partie supérieure du corps. Ce dernier groupe comprend quatre néphridies qui se jettent dans un canal longitudinal fermé aux deux bouts et communiquant avec le dehors par autant d'ouvertures qu'il y a de néphridies; le groupe supérieur ne comprend que trois néphridies et le canal est plus court, mais il communique avec le dehors par un pore unique.

tube digestif (fig. 274) qui se sépare du reste pour former un sac mésodermique et sont par conséquent absolument comparables aux *diverticules céphaliques* de l'Amphioxus dont l'un forme le sac préoral et l'autre les organes mésodermiques du rostre. Les *cavités prémandibulaires* des Vertébrés supérieurs, dont les parois forment au moins en partie les muscles de l'œil sont de même comparables à ces diverticules.

Fig. 274.



Pharynx et extension endodermique préorale de *Ammocœtes Planeri* (d'ap. Kupffer).

m., portion mandibulaire; **p.e.**, extension endodermique préorale: **ph.**, cavité du pharynx; **pm.**, portion prémandibulaire ; **1**, **2**, **3**, fentes branchiales.

Il résulte de ce qui précède que l'Amphioxus présente par rapport aux Vertébrés un ensemble de ressemblances et de différences, les unes et les autres très marquées et très importantes. Vu l'absence de critérium positif, c'est affaire de goût de le considérer comme formant une classe inférieure des Vertébrés ou de le séparer de ceux-ci.

Nous préférons, suivant en cela la majorité des zoologistes modernes, prendre ce dernier parti et le placer en tête de l'embranchement des Procordés qui fait le passage des Invertébrés aux Vertébrés [1].

IX

Origine des Vertébrés.

Nous aurions le droit de nous arrêter ici et de renvoyer au volume des Vertébrés la question si difficile et si controversée de l'origine de ces animaux. Nous préférons la traiter ici, pour ne pas la séparer des autres questions de ce chapitre auxquelles elle se rattache par tant de côtés.

Les caractères qui distinguent les Vertébrés des Invertébrés sont nombreux et importants. Leur squelette, leurs membres, leur armature buccale, leur appareil respiratoire, leur cœur, leurs organes des sens, leur système excréteur, etc., nous fournissent nombre de traits caractéristiques. Mais il n'en est aucun qui établisse entre eux un fossé si profond qu'on ne sache comment le franchir. Pour tous on trouve, ici ou là, chez quelque Invertébré ou quelque Vertébré, une disposition intermédiaire, une ressemblance de structure ou de rapports qui nous montre par quelle voie la filiation, ne disons pas *s'est établie*, mais *a pu s'établir*.

[1] Récemment, GARBOVSKI [98] a émis l'idée que l'Amphioxus différait fondamentalement des Vertébrés et constituait un phylum à part. Il trouve qu'on ne saurait admettre une continuité phylétique entre le mésoderme de l'Amphioxus et celui des Vertébrés.

Nous pouvons confesser notre ignorance de la façon réelle dont se sont passées les choses dans le détail, mais du moins devinons-nous plusieurs possibilités entre lesquelles l'avenir dira peut-être quelle est la vraie et cela suffit, pour le moment, à mettre notre esprit en repos. C'est ainsi que, pour les organes excréteurs, nous avons vu, il n'y a qu'un instant, comment pouvait se concevoir qu'ils aient dérivé du système pronéphrétique des organes en lacet des Annélides. De même les membres, malgré leur haute spécificité, peuvent être conçus comme provenant des appendices homomorphes d'un être vermiforme par la combinaison de l'atrophie d'une partie d'entre eux et peut-être de la soudure des autres. Le crâne existe déjà à titre de région endurcie du système conjonctif général chez les Céphalopodes; l'oreille interne a son rudiment dans les otocystes des Mollusques ou des Vers, etc., etc.

Mais il est un caractère qui ne se prête point si aisément à ces petits jeux d'imagination ; c'est la situation du cordon nerveux du côté dorsal du tube digestif et tout entier d'un même côté de celui-ci.

Pour ce qui est de la situation dorsale on a eu bientôt fait de *résoudre* (?) le problème en retournant soit le Vertébré soit l'Invertébré et disant que le dos de l'un correspond au ventre de l'autre. Isidore Geoffroy Saint-Hilaire avait consacré cette solution par un mot caractéristique lorsqu'il appelait le Notonecte qui, comme son nom l'indique, nage sur le dos, un Insecte *bien pensant*.

Mais la solution est incomplète, car en retournant l'Insecte on place en avant du pharynx son ganglion cérébroïde et rien ne correspond chez le Vertébré à cette masse nerveuse ni aux connectifs du collier périœsophagien.

Faire passer le système nerveux de l'Invertébré tout entier d'un côté du tube digestif, tel est le problème à résoudre ! Malgré sa difficulté il n'est pas resté sans solution ; il serait plus exact de dire qu'en raison de sa difficulté il en a reçu plusieurs, ce qui prouve qu'aucune n'a suffi à rallier tous les suffrages.

Nous allons les exposer brièvement, non pas toutes, car leurs variantes sont extrêmement nombreuses, mais les principales.

Théorie de Semper et de Dohrn. — Conçue en même temps par ces deux auteurs, mais illustrée surtout par le second, et plus ou moins complétée ou modifiée par leurs adeptes, cette théorie nous fait dériver des Annélides en admettant que l'ancêtre annélidien avait pour face ventrale notre face dorsale actuelle et qu'en place de la bouche actuelle, morphologiquement dorsale, il avait une bouche ventrale placée quelque part vers ce qui est aujourd'hui notre vertex. De cette bouche partait un pharynx qui allait rejoindre l'œsophage en passant par l'hypophyse et l'infundibulum du 3e ventricule dont le sommet confine à cette dernière. Nous sommes là en plein encéphale. Pour en sortir et aboutir au dehors on choisit les voies où l'effraction à travers la substance cérébrale est le moins violente : les uns montent vers la glande pinéale

et aboutissent à un orifice syncipital, les autres évitant l'obstacle de l'œil pinéal préfèrent se porter en avant (en tenant compte du retournement) vers l'aqueduc de Sylvius et le 4e ventricule (*sinus rhomboïdal* ou *fosse rhomboïdale*) et aboutissent à un orifice occipital, n'ayant eu à percer que la mince *membrane obturatrice* qui forme la voûte de la fosse rhomboïdale. Le pharynx traverse alors le système nerveux, en rapport : dorsalement avec le cerveau correspondant à celui de l'Annelé, ventralement avec la moelle correspondant à la chaîne ventrale et sur les côtés avec des parties nerveuses correspondant aux connectifs péri-œsophagiens (1).

La bouche actuelle des Vertébrés est dès lors une bouche secondaire (2) formée après coup en tant que bouche, mais qui existait déjà en tant qu'orifice, sous la forme d'une paire de fentes branchiales qui n'ont eu qu'à se fusionner sur la ligne médiane dorsale pour former notre bouche dorsale actuelle (3)

Le nombre des arguments qui ont été donnés pour et contre les divers points de cette thèse est fort considérable et il faudrait de longues pages pour les exposer. Nous ne croyons pas utile de le faire, considérant ces opinions comme tellement hypothétiques que leur discussion à fond serait déplacée dans un ouvrage de cette nature. Une pareille opinion ne pouvait se soutenir que lorsque l'on croyait à l'origine endodermique de l'hypophyse. Aujourd'hui avec la notion que cet organe prend naissance à la voûte du stomodæum, il faut l'abandonner et chercher ailleurs.

Théorie de Beard et de S. Minot. — Beard avait déjà eu l'idée de tourner la difficulté en admettant que la partie correspondant au ganglion cérébroïde était simplement avortée, ainsi que les connectifs du collier, les fonctions de ces organes s'étant concentrées dans la masse sous-œsophagienne correspondant à notre cerveau actuel (4). Pour lui, la

---

(1) Cette idée d'un tube digestif primitif ayant traversé l'encéphale remonte à Geoffroy Saint-Hilaire [22] ; elle a été ensuite développée avant Dohrn par Owen dès 1866, et surtout dans ses travaux de 1881 et 1883 sur le *canal conario-hypophysaire*.

(2) D'après Dohrn, la bouche dorsale des Tuniciers serait même une bouche tertiaire, la bouche secondaire correspondant aux papilles fixatrices de la larve.

(3) La bouche a, en effet, chez les Poissons surtout, une remarquable ressemblance avec les fentes branchiales tant dans son squelette que dans ses autres caractères. On la voit même parfois (Téléostéens, *Batrachus tau*) se développer par deux fossettes latérales. Mais c'est sans doute là un simple fait de retard de développement de la partie moyenne par rapport aux parties latérales, ainsi que le pense Willey, car si ce fait avait une signification morphologique, on ne comprendrait pas pourquoi il serait limité aux Téléostéens et à quelques cas disséminés.

(4) E. Perrier [98] a récemment soutenu une thèse analogue. Pour lui, le système nerveux de la chaîne ventrale, en devenant prédominant, a pris la place de la bouche, avant que celle-ci se soit formée, et a forcé cet orifice à passer à la face opposée. Il cite l'embryon de l'Amphioxus avec sa bouche à gauche comme une stade de cette évolution. Cette idée avait été émise déjà par Hatschek et par Willey, mais c'est à la corde dorsale que ces auteurs avaient attribué le rôle de chasser la bouche de sa place primitive, opinion beaucoup plus rationnelle, car la

bouche primitive était terminale et représentée par l'hypophyse. Une bouche dorsale secondaire aurait pris naissance conformément aux idées de Dohrn par la fusion des deux fentes branchiales.

S. Minot admet aussi l'origine annélidienne, la bouche hypophysaire primitive et la bouche secondaire ventrale, mais il pense que les parties de l'encéphale correspondant au ganglion cérébroïde de l'Annélide, au lieu de s'atrophier, se sont simplement séparées sur la ligne médiane dorsale et ont été rejetées sur les côtés par la masse sous-œsophagienne (encéphale actuel) devenue très volumineuse. Quels sont les représentants actuels des deux moitiés du ganglion cérébroïde? Ce sont les vésicules rétiniennes. Et quels sont les représentants des connectifs périœsophagiens? Ce sont les pédoncules optiques. Il suffirait en effet de rejoindre les yeux sur la ligne médiane par dessous le nez pour enclore entre eux l'orifice externe de l'hypophyse (alors que cet orifice est encore superficiel dans le stomodæum). Cet orifice est le reste de la bouche primitive qui, partant de là, s'ouvrait d'autre part dans l'œsophage. Minot cherche à fortifier son hypothèse en montrant que les ganglions cérébroïdes sont essentiellement, chez les Annelés, des ganglions optiques et qu'ils naissent non d'une plaque syncipitale impaire médiane, mais de deux rudiments séparés qui peuvent aussi bien s'écarter de plus en plus sous la poussée de la masse sous-œsophagienne que se réunir si cette poussée n'a pas lieu. Cette théorie ingénieuse est certainement plus soutenable que celle de Dohrn, mais quelle part elle fait à l'imagination!

Théorie de Patten. — Patten fait provenir les Vertébrés des Articulés et plus particulièrement des Arachnides en y comprenant la Limule. Il montre que le cerveau et la chaîne ganglionnaire des Annélides, provenant de deux ébauches distinctes, ne sauraient représenter le cerveau et la moelle des Vertébrés qui résultent d'une ébauche unique continue. Chez les Arachnides au contraire, l'ébauche nerveuse est non seulement continue, mais très condensée vers la région céphalique et présente une flexion tout à fait comparable à la courbure de l'encéphale des Vertébrés. Suivant pas à pas la comparaison, il cherche à prouver que les masses ganglionnaires des Vertébrés se retrouvent chez les Arachnides, que les nerfs ont la même origine et une distribution comparable. Quant à la question de la traversée du collier œsophagien, il la résout en admettant une bouche primitive dont l'*organe dorsal* des embryons d'Arthropodes serait le représentant, tandis que l'infundibulum serait le représentant de l'œsophage. Pour soutenir ses vues, il imagine d'autres homologies non moins aventurées, telle que celle de l'artère spinale du Scorpion avec la notocorde, du sternum du Scorpion et de la Limule avec le crâne cartilagineux, des replis intérieurs de la carapace qui au

---

corde s'étend jusqu'au bout du rostre, tandis qu'il reste au-dessus de la vésicule cérébrale, chez l'Amphioxus, assez de place pour une bouche terminale ou même termino-dorsale comme celle des Tuniciers.

voisinage des pattes se projettent en dedans pour donner insertion aux muscles avec les fentes branchiales, des pattes avec les arcs viscéraux, des *peignes* des Scorpions avec les membres thoraciques, etc. Les Poissons cuirassés paléozoïques, *Pterichthys*, *Coccosteus*, représenteraient les stades intermédiaires entre l'ancêtre commun et les Arachnides et Vertébrés actuels (1).

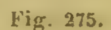
Gaskell fait aussi provenir les Vertébrés des Articulés, et plus particulièrement des Gigantostracés, mais il tranche la question du collier péri-œsophagien d'une façon inattendue et si stupéfiante que Huxley la comparaît à un tremblement de terre fait pour éprouver la solidité du sol sur lequel nous marchons.

Que l'on se représente un Arachnide primitif plus ou moins voisin de la Limule, avec un Cephalothorax (*prosoma*) percé d'une bouche entourée de pattes mâchoires et un abdomen (*mesosoma*) porteur d'appendices branchiaux et terminé par l'anus. Sur le dos de la tête sont des yeux médians et latéraux. Dans le corps est un vaisseau dorsal, puis un tube digestif constitué essentiellement par un vaste estomac s'étendant dans le mesosoma et aboutissant à l'anus par l'intermédiaire d'un court intestin, puis, le long de la face ventrale, une chaîne ganglionnaire reliée au cerveau par des connectifs péri-œsophagiens. Cet ensemble correspond à la tête d'un Vertébré primitif dont la portion moyenne du corps ne s'est pas encore développée; cette tête étant suivie immédiatement d'une très courte région cloacale correspondant à la région anale de notre Limule (fig. 275).

Pour établir la correspondance des parties, Gaskell ne retourne pas sa Limule et laisse le dos correspondre au dos et le ventre au ventre. Il suppose, le développement progressif et considérable du système nerveux étant la caractéristique du Vertébré, que la chaîne ganglionnaire ventrale s'est étendue autour du tube digestif et l'a enveloppé d'un manchon complet de substance nerveuse et que l'épithélium digestif est devenu simplement le canal de l'épendyme. Dans sa portion inférieure intestinale, courte et étroite, l'ensemble a formé la moelle cervicale, avec un diamètre modéré et un canal épendymaire très restreint, tandis que la portion supérieure stomacale, renflée, a formé l'encéphale et ses cavités

(1) E. Perrier [98] déclare que les Articulés ne sauraient être les ancêtres des Vertébrés parce que leur épithélium forme de la chitine et point de cils et parce que leur système circulatoire est toujours lacunaire en quelque partie de son étendue. Pour ce qui est de la première raison, il faut remarquer que la formation des cils n'est pas incompatible avec celle de la chitine comme le prouve le cas des Gastrotriches; puis, que constater une différence entre deux êtres n'autorise pas à les placer dans des lignées phylogénétiques différentes tant que l'on n'a pas prouvé que les caractères différentiels sont incompatibles et n'ont pu provenir l'un de l'autre. On pourrait aussi bien dire que les Tuniciers ne sauraient descendre d'aucun ancêtre animal parce qu'aucun autre animal ne forme de la cellulose. Quant au deuxième argument, il n'a pas de sens, la substitution d'un système de capillaires à un appareil lacunaine étant précisément un de ces perfectionnements évolutifs qui ont dû nécessairement se produire à un moment donné dans l'évolution phylétique des Vertébrés.

ventriculaires. Tout ainsi vient en place et Gaskell montre comment toutes les parties se correspondent jusque dans le détail, les ganglions cérébroïdes étalés sur la face dorsale de l'estomac aux hémisphères, le collier aux pédoncules cérébraux, le ganglion sous-œsophagien à la base du cerveau, les ganglions mésosomatiques au bulbe; les yeux latéraux deviennent les yeux pairs, l'œil dorsal forme l'œil pinéal, etc., etc. La bouche de notre Limule doit naturellement se fermer et disparaître : elle a pour représentant l'hypophyse; l'anus se ferme aussi après avoir persisté quelque temps comme canal neurentérique. Remarquons, en effet,


Fig. 275.

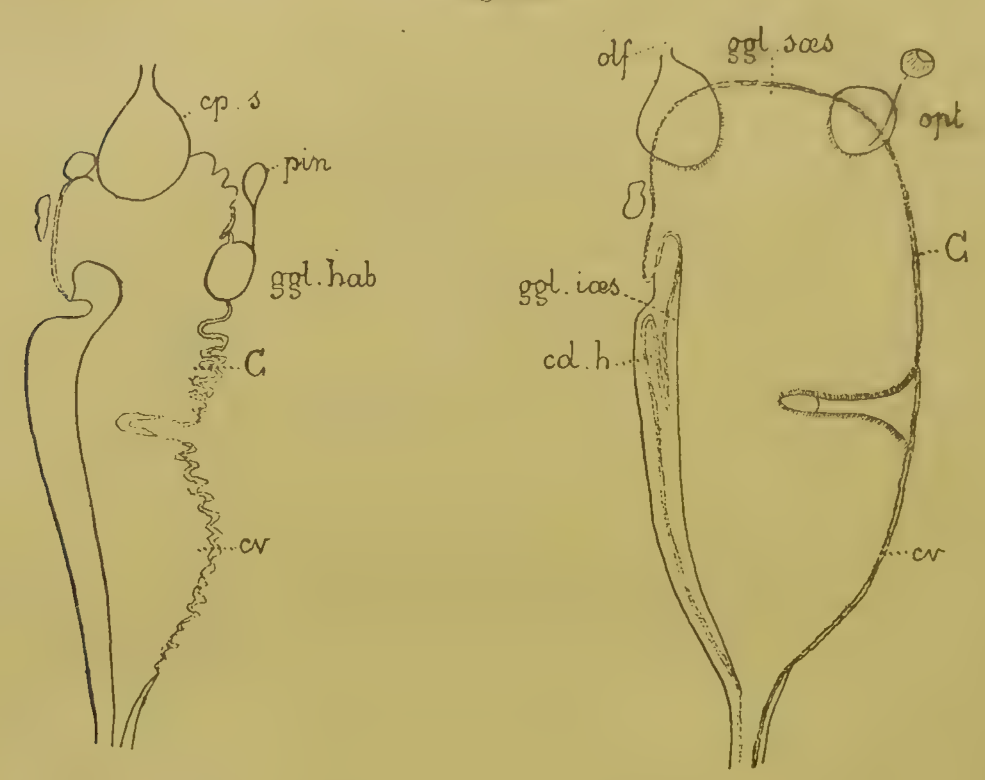


Schéma montrant la comparaison du cerveau de l'Ammocète avec le tube digestif du Crustacé (d'ap. Gaskell).

C., cerveau; **cd. h.**, conduit hépatique; **cp. s.**, corps strié; **cv.**, cervelet; **ggl. hab.**, ganglion habénulaire **ggl. iœs.**, ganglion infra-œsophagien; **ggl. sœs.**, ganglion sus-œsophagien; **olf.**, lobe olfactif; **opt.**, lobe optique; **pin.**, épiphyse.

que le tube nerveux de l'embryon des Vertébrés est constitué comme un tube digestif ayant pour bouche le neuropore (plus tard hypophyse), pour estomac le renflement cérébral, pour intestin la moelle et pour anus le pore de Rusconi.

Mais notre Vertébré ne peut rester privé de son tube digestif : il s'en forme un nouveau. Pour cela, les pattes mâchoires se rejoignent en avant : les plus élevées forment la lèvre supérieure, les suivantes, ne se rejoignent pas tout à fait, forment les parties latérales de la bouche, et les appendices mésomatiques forment le pharynx branchial, les espaces entre eux persistant à titre de fentes branchiales. Le cœur et l'aorte pro-

viendraient de la fusion et d'une orientation nouvelle des sinus veineux des appendices, au point où les extrémités de ces appendices se rejoignent en avant pour former la paroi ventrale du pharynx.

Quant au vaisseau dorsal, il s'atrophierait et se transformerait en cette bande de tissu conjonctif gras qui est au côté dorsal de la corde. La corde elle-même serait une formation nouvelle résultant d'une tentative avortée du tube digestif de former un nouveau tube digestif par dédoublement au moment où il est comprimé par l'envahissement du tissu nerveux. Quant à l'intestin et à la région moyenne du corps, il proviennent de l'allongement progressif et considérable de cette partie si réduite, intermédiaire au mesosoma et à l'anus de notre Limule. Il suffit d'admettre là l'existence d'un court segment intestinal, et d'une cavité générale avec un organe urinaire débouchant au dehors par une paire d'orifices pour comprendre que, dans l'accroissement ultérieur de cette région, le tube épendymaire, le canal intestinal et la corde s'allongeront simplement, tandis que la cavité générale et les parties mésodermiques s'allongeront en se segmentant et que le tube néphridien se multipliera métamériquement. Ainsi se trouve expliquée cette disposition jusqu'ici incomprise du nerf vague qui, parti de la région céphalique, va innerver les organes viscéraux de l'abdomen jusqu'au voisinage de son extrémité. C'est que cet abdomen, sauf la région cloacale innervée par des nerfs nés en face d'elle, n'est qu'une extension de la région pharyngienne du corps.

On serait tenté de rejeter sans examen une théorie d'apparence aussi fantaisiste; mais il faut se méfier de ces dédains qui pourraient n'être que l'expression de tendances routinières en présence d'une idée nouvelle démolissant nos croyances antérieures. Et cela d'autant plus que nous sommes obligés de laisser de côté dans cet exposé rapide bien des arguments de détail qui lui donnent une certaine vraisemblance. Aussi résumerons-nous rapidement quelques-uns des principaux arguments qui doivent la faire repousser.

S. Minot fait remarquer avec raison que Gaskell fait du tube épendymaire et du tissu nerveux médullaire deux formations indépendantes, tandis que les recherches récentes ont montré que ce sont les cellules épendymaires elles-mêmes qui deviennent les éléments nerveux. Il faudrait donc dès lors que le tube digestif non seulement fût entouré par le système nerveux, mais disparût, ne laissant que sa cavité et par là se perdent presque tous les avantages apparents de la conception.

Gaskell n'est pas sans remarquer qu'il violente fortement l'homologie des feuillets en faisant de l'épendyme une formation endodermique et du tube digestif définitif une formation ectodermique. Or, si la spécificité des feuillets est battue en brèche de toutes parts, leur homologie fondamentale reste vraie. De l'ectoderme invaginé peut faire fonction d'endoderme et inversement, mais dans deux gastrula, les parties homonymes se correspondent. Or, il faudrait pour que la théorie de Gaskell

fût soutenue par l'embryogénie que l'on vît chez les Arachnides le tube digestif se former par invagination dorsale comme notre tube épendymaire, et chez les Vertébrés la partie nerveuse de la moelle provenir de la face ventrale et se porter vers le dos, tandis que l'épendyme et la partie nerveuse proviennent de l'invagination d'un feuillet épidermique formé parfois nettement d'une seule et unique couche cellulaire.

Gaskell explique bien comment la portion moyenne du corps s'allonge aux dépens de son rudiment, mais il laisse dans l'ombre la manière dont ce rudiment se forme. Sa théorie n'est pas achevée, dit-il, en ce qui concerne ce point, mais le tube digestif primitif étant tout entier absorbé par l'épendyme, il n'a d'autre ressource que de continuer le tube digestif comme il l'a commencé, en circonscrivant par des processus latéraux une cavité en avant de la face ventrale de l'abdomen, ce qui forme un tube digestif entièrement ectodermique. Il croit éviter les objections en rappelant que, d'après Heymons [96], chez quelques Insectes, il n'y a pas de mésenteron, le proctodæum et le stomodæum s'étendant l'un vers l'autre jusqu'à se rejoindre. Mais qui ne voit que c'est là une déformation exceptionnelle du processus habituel?

Puis que dire du mode de formation du nouveau cœur et de l'aorte, et de toutes ces assimilations fondées sur de vagues ressemblances dont la signification exacte nous est totalement inconnue?

Gaskell a été séduit par une ressemblance superficielle entre le tube nerveux à un certain moment de son développement et un tube digestif, et, pour soutenir la théorie que cette constatation lui a suggérée, il n'a pas craint d'émettre des hypothèses extrêmement invraisemblables, en contradiction avec les données les plus sérieuses de l'embryogénie et de l'anatomie comparée.

Théories de Balfour et de van Beneden et Julin. — Les uns et les autres font provenir les Vertébrés d'une forme ancestrale commune aux Vers annelés et aux Procordés (*Protannulata* de van Beneden et Julin) à laquelle ils attribuent une corde dorsale et un système nerveux entièrement dorsal. Pour eux, la bouche actuelle du Vertébré est une bouche primitive, mais ils n'approfondissent pas la question de savoir comment s'est acquise la situation entièrement dorsale du système nerveux (1).

Théorie d'Hubrecht. — Hubrecht cherche l'origine des Vertébrés dans

(1) E. Perrier [98] a récemment soutenu aussi l'origine annélidienne des Vertébrés en se fondant sur diverses raisons dont nous avons discuté précédemment quelques-unes (Voir pages 334, 347, 349). D'après lui, les Vertébrés ne sauraient provenir que d'ancêtres annelés. Or, les Articulés étant écartés, il ne reste que les Annélides d'où ils puissent descendre. Son argumentation est sans valeur, car un être annelé peut fort bien descendre d'un ancêtre qui ne l'était pas, sans quoi, en appliquant le même raisonnement à l'ancêtre en question on arriverait de proche en proche à cette conclusion que les ancêtres des Vertébrés ont tous été annelés, jusqu'au Protozoaire inclusivement. Il faut bien qu'à un moment donné l'annulation se soit produite pour la première fois. Constater qu'elle est précoce chez l'embryon du Vertébré ne suffit pas à démontrer que son ancêtre immédial était aussi annelé, surtout dans la bouche d'un théoricien qui fait volontiers usage de la tachygénèse.

le Némerte ou plutôt, il considère les Némertes comme un chaînon important d'une lignée qui se poursuit bien au-delà. Reprenant et modifiant une idée de Balfour, il prend pour point de départ un Archicœlomate diploblastique, en somme une gastrula de forme plus ou moins sphérique, une sorte de Méduse. Mais, au lieu d'attribuer, comme Balfour, à cette Méduse une constitution achevée et un anneau nerveux circulaire qui en s'étirant formerait deux nerfs latéraux, il prend cet ancêtre primitif à un stade antérieur où la structure radiaire n'est pas accentuée et où le système nerveux forme un réseau superficiel général comme chez les Actinies actuelles et conçoit son évolution de la manière suivante.

Tandis que certains descendants de cette forme ancestrale indifférente prenaient les caractères radiaires, d'autre s'étiraient en longueur par suite d'une traction due à la locomotion dans une direction fixe perpendiculaire à l'axe passant par la bouche. L'allongement en longueur devient naturellement, pour l'être qui le subit, une source de dangers, en augmentant les chances de voir dévorée une partie du corps qu'il traîne derrière lui. C'est la raison pour laquelle s'est développée une propriété générale des organismes, déjà présente dans les Protozoaires, une aptitude à la *régénération* des parties coupées qui peu à peu a évolué, sous l'influence de la sélection naturelle, en une répétition métamérique des organes, la perte d'une partie du corps étant moins fatale, si les organes qu'elle contient se trouvent répétés dans les parties restantes. C'est ainsi que s'est établie la *métamérie*, et il est à remarquer que l'explication est aussi valable pour les segments antimériques d'une forme radiaire.

Le réseau nerveux général n'a pas tardé à se condenser parallèlement à l'allongement du corps en cordons longitudinaux se réunissant en haut à un renflement cérébral dorsal. Chez l'ancêtre des Mollusques (dérivés aussi de cette souche primordiale), il s'est formé quatre cordons longitudinaux, deux dorsaux et deux ventraux; chez les Annélides deux latéro-ventraux qui, partis du ganglion dorsal, se sont réunis en un cordon impair médian ventral, d'où est résulté le collier. Les Némertes primordiales ont eu aussi deux cordons latéraux et, en outre, un cordon dorsal. Les premiers diminuant d'importance auraient fourni le nerf vague, tandis que le dernier, en s'accroissant et devenant prépondérant, est devenu la moelle dorsale. C'est par suite de cela que les Némertes se trouvent sur la ligne phylogénétique directe des Vertébrés. Ainsi se trouve résolue la question des rapports avec le tube digestif sans retournements, sans atrophies de portions du pharynx, sans bouche primordiale et bouche secondaire, sans déhiscence de cerveau pour laisser sortir le malencontreux pharynx, sans transformation du tube digestif en épendyme et autres savants tours d'escamotage.

Cependant l'hypophyse joue encore un rôle : elle serait le reste atrophié de la trompe des Némertes et, pour trouver la corde dorsale, Hubrecht fait transformer en cet organe la gaine de la trompe. Les rap-

ports de situation sont en effet les mêmes, car l'hypophyse est comme la trompe au-dessus de la bouche, la corde est comme la gaine entre le cordon nerveux et le tube digestif, et l'hypophyse s'invagine au point précis où vient buter l'extrémité supérieure de la corde. Mais l'origine mésodermique de la gaîne reste une grosse objection à l'assimilation proposée, et Hubrecht ne la résout pas suffisamment en exprimant quelques doutes sur sa réalité. Les nématocystes que l'on trouve encore dans la gaine de la trompe seraient un reste de l'origine cœlentérienne des Némertiens. Les fossettes ciliées des Schizonémertes (*Lineus*, *Borlasia*, etc.), correspondraient aux diverticules céphaliques de l'Amphioxus.

Théorie de Bateson. — C'est Bateson [86] qui a eu le premier l'idée de chercher dans le Balanoglossus l'origine des Cordés. Les arguments qu'il a fait valoir en faveur des affinités des Procordés entre eux et avec les Vertébrés ont été donnés, joints à ceux découverts depuis, dans les premiers articles de ce chapitre. Nous n'avons donc ici qu'à rendre justice à Bateson en lui reconnaissant le mérite de sa conception.

Théorie de Brooks. — On considère, en général et avec raison, les Tuniciers comme ne pouvant être les ancêtres directs des Vertébrés, parce qu'ils sont des êtres dégénérés ainsi que le montre leur évolution post-larvaire, où les organes de la vie de relation subissent une réduction considérable. Mais parmi les Tuniciers, il est un groupe, les Appendiculaires, qui ne montrent aucune trace de dégénérescence, puisque la queue et le système nerveux larvaire persistent toute la vie dans tout leur développement. Brooks voit en eux un ancêtre des Vertébrés descendant lui-même d'une forme plus primitive à laquelle il assigne les caractères suivants. C'est un animal pélagique, de petite taille, allongé, non segmenté, muni d'une queue musculeuse dont les battements servent à le mouvoir. Il est pourvu d'un système nerveux dorsal régnant tout le long du corps, d'une corde dorsal longue aussi, lui servant d'axe squelettique et d'un tube digestif très large, entièrement cilié, sans divisions tranchées, s'ouvrant en haut par une bouche et se terminant en bas par l'anus. Il n'a ni cœur, ni appareil circulatoire, ni appareil respiratoire, ni organes excréteurs : il est en effet trop petit, trop largement baigné par l'eau pour avoir besoin de ces appareils, et l'osmose respiratoire et excrémentitielle se fait chez lui par toute la surface du corps et du tube digestif. Il n'a point non plus de fentes pharyngiennes, ni d'endostyle. Dans son tube digestif se trouvent uniformément mélangés des éléments ciliés déterminant le courant de l'eau et des éléments glandulaires sécrétant un liquide visqueux qui agglutine les particules alimentaires.

Toute disposition déjà existante pouvant se perfectionner, d'après Brooks, par les seuls effets de la sélection naturelle, il n'y a d'autre causes à invoquer que leur utilité (? !) pour expliquer la localisation progressive des cellules muqueuses à l'entrée du pharynx où elles agglutinent plus tôt les particules alimentaires et les mettent plus vite en con-

tact avec les voies digestives. Il faut au contraire l'intervention d'une cause spéciale pour déterminer l'apparition d'un organe nouveau, et Brooks ne sait à quoi attribuer la formation de la première fente pharyngienne; mais celle-ci, une fois née, ne peut plus se perdre parce qu'elle rend service en évacuant l'eau avant son entrée dans l'estomac et permettant à celui-ci de ne plus recevoir que les particules alimentaires agglutinées, sans cette masse de liquide qui diluait les sucs digestifs. En même temps, par suite d'un arrangement des lacunes sanguines, la paire de fentes pharyngiennes devient branchiale pour suppléer à l'hématose intestinale supprimée.

C'est ici que se place la séparation des deux branches qui ont donné naissance aux Tuniciers et aux Vertébrés.

Chez les premiers, l'intestin se retire dans la partie supérieure du corps, laissant la queue locomotrice libre et plus efficace. Le stade Appendiculaire est atteint. Les autres Tuniciers en dérivent par le fait du passage à l'état fixé. Soit pour chercher au fond leur nourriture, soit pour l'attendre tombant toute prête les régions supérieures peuplées par les êtres pélagiques, soit pour se reposer surtout au moment où le corps est alourdi par le développement des produits sexuels, certains individus se sont fixés au fond par un point ventral voisin de la bouche et ont été collés par la sécrétion d'une mucosité. Aussitôt la fixation accomplie, la queue inutile se perd, les fentes branchiales se multiplient pour fournir aux besoins de la respiration dans une eau moins aérée et l'Ascidie est formée. L'atrium résulte de ce que la multiplication des fentes branchiales ne se fait que du côté pharyngien, l'orifice restant commun à toutes du côté extérieur. Le chevauchement de l'atrium et du rectum vers le côté dorsal sont la conséquence de la fixation par la face ventrale. — Quant aux Tuniciers pélagiques (Salpes, Doliolum, Pyrosomes), ils le sont devenus secondairement après un stade ascidiforme fixé, ainsi que le prouve la perte de la queue et le développement d'un nouveau système de locomotion.

Pour ce qui est du Vertébré, Brooks se réserve de donner plus tard les détails de son évolution. Il se contente de faire remarquer que, chez lui, l'intestin est resté rectiligne, que les fentes branchiales en se multipliant ont développé également chacune un orifice externe et que la segmentation métamérique s'est établie.

Quoi que l'on pense de cette théorie, il faut rendre justice à Brooks qui a bien plus que les autres fait intervenir les phénomènes biologiques dans sa conception. Il dépeint d'une manière si heureuse et si saisissante la succession probable de ces phénomènes primitifs que l'on se sent entraîné à admettre son idée : un monde de formes pélagiques très simples ayant peu à peu peuplé le fond de la mer et donné naissance directement aux types principaux des formes actuelles.

X

Conclusion.

La conclusion que nous allons tirer des comparaisons qu'on vient de lire se devine en partie par les appréciations que nous avons données des diverses théories. Pour la solution de la principale difficulté du problème relatif à l'origine des Vertébrés, il nous semble inutile de soumettre à la torture des formes *achevées* comme les Annélides, les Articulés, quand on a une autre voie bien plus simple jalonnée l'Amphioxus, le Balanoglossus, le Cephalodiscus, les Géphyriens, les Némertes et les Cœlentérés. D'un côté, en effet, tout est à créer, le système nerveux dorsal, la corde et les fentes branchiales ; de l'autre, nous trouvons les rudiments de ces trois caractères essentiels. Les fentes branchiales se montrent dès le Cephalodiscus et peut-être dès les Némertes; la corde dès le Cephalodiscus aussi et peut-être dès la Phoronis (nous ne disons pas dès les Némertes, car la comparaison avec la gaine de la trompe de ces animaux nous semble très aventurée); enfin et surtout, le système nerveux nous apparaît se constituant d'une façon toute simple et toute naturelle : d'abord intra-épidermique et formant un revêtement général, comme encore actuellement chez le Balanoglossus et certains Echinodermes (Astéries), il présente chez Actinotrocha, Cephalodiscus et Balanoglossus, une condensation dorsale de ses éléments diffus ; chez Balanoglossus, on le voit déjà s'enfoncer dans le dos et chez Amphioxus il a complètement pris sa position définitive. Cette conception n'est-elle pas plus simple que celle qui consiste à l'extraire d'un collier péri-œsophagien où il se serait préalablement engagé ; et le collier péri-œsophagien ne résulte-t-il pas au contraire bien plus aisément de la soudure ventrale de deux cordons latéraux, comme le pense Hubrecht ?

En citant l'Amphioxus, le Balanoglossus, le Cephalodiscus, les Géphyriens, les Némertes, les Echinodermes, les Cœlentérés a propos de la lignée ancestrale des Vertébrés, nous n'entendons pas dire que ces formes soient les ancètres des Vertébrés, mais, selon l'expression employée ci-dessus, qu'elles jalonnent la route suivie et nous la montrent en direction générale, passant à côté d'eux, tantôt plus près, tantôt plus loin.

Quant à les présenter comme ancêtres directs il n'y faut point songer, pas plus que les partisans des autres théories ne pensent à faire dériver les Vertébrés d'Annélides ou d'Arachnides semblables à ceux d'aujourd'hui.

C'est une chose remarquable que jamais les auteurs des arbres généalogiques ne nous montrent dans des êtres existant ou ayant existé et connus par leurs restes fossiles, la lignée directe d'un animal quel-

conque. Toujours cette lignée directe est formée d'êtres hypothétiques auxquels les formes réelles se rattachent latéralement. Il y aurait même là une grosse objection à faire par les adversaires de la descendance et nous avouons qu'elle nous a souvent inquiétés. Mais il nous semble y avoir à cela une explication très naturelle que nous avons souvent indiquée dans nos cours, et que Brooks a développée dans sa très suggestive étude sur l'origine des Tuniciers actuels. Il rappelle que Walcott a trouvé dans le Cambrien inférieur d'Amérique 141 espèces dont 4 appartiennent aux Éponges, 2 aux Hydraires, 9 aux Coralliaires, 1 aux Echinodermes, 29 aux Brachiopodes, 3 aux Lamellibranches, 13 aux Gastéropodes, 15 aux Ptéropodes, 59 aux Crustacés (dont 51 aux Trilobites) et, en outre, des empreintes qui ne peuvent être que des pistes de Crustacés ou de Vers. Ainsi la plus ancienne couche fossilifère connue nous montre des représentants de presque toutes les classes d'Invertébrés. Cela démontre l'existence d'une longue période antérieure à celle sur laquelle la Paléontologie peut nous fournir des renseignements et dans laquelle ont pris naissance presque tous les types actuels. Parmi ces êtres, dont les formes resteront toujours un mystère, devaient se trouver les ancêtres sans squelette des Vertébrés actuels. Est-il étonnant, dès lors, que les formes de transition réelles entre les grands types du règne animal ne soient pas mises sous nos yeux par la Paléontologie?

D'autre part, nous n'avons aucun critérium qui nous permette de reconnaître les formes qui pourraient avoir persisté sans se modifier depuis les temps précambriens. Enfin, l'embryogénie, si elle est une copie de la phylogénèse, n'est qu'une copie extrêmement déformée et nous n'avons aucun moyen sûr d'apprécier la signification réelle des indications mélangées qu'elle nous fournit.

Dans ces conditions il est peut-être permis de chercher à se représenter, avec quelques chances de succès, les grandes lignes de la descendance. Nous avons indiqué celle qui nous paraît probable pour les Vertébrés. Les faits rappelés plus haut nous permettent aussi de nous figurer l'arbre généalogique général, non comme on fait d'ordinaire, sous la forme d'un sapin émettant des branches dans toute la hauteur de sa tige, mais plutôt sous celle d'un de ces arbres des tropiques, dont toutes les maîtresses branches partent séparément du sol.

Mais n'est-il pas insensé de prétendre poursuivre dans le détail l'évolution ancestrale d'une forme quelconque?

C'est une occupation qui peut avoir un certain charme que de chercher à conduire une forme donnée jusqu'à son ancêtre primitif supposé, en la maniant comme une cire malléable pour lui donner successivement la figure de tous les ancêtres intermédiaires qu'on lui suppose : on déplace les organes, on les fait chevaucher les uns sur les autres, on atrophie ceux qui gêne, on développe les rudiments de ceux dont on a besoin et finalement on reconstitue une évolution complète ou pas un détail ne manque. Encore une fois, c'est un passe-temps agréable et

permis. Mais ce qui paraît invraisemblable, c'est qu'après avoir imaginé tout cela on puisse croire un instant que l'on a rencontré la vérité!

A propos de tentatives analogues pour imaginer une structure du protoplasme et des produits sexuels qui permit d'expliquer les grands phénomènes biologiques, l'un de nous (*) faisait remarquer qu'il était insensé de prétendre deviner dans le menu détail les structures protoplasmiques ultra-microscopiques, quand l'expérience nous montrait qu'aucune des structures relativement grossières que le microscope nous a dévoilées n'avait été soupçonnée avant d'être *vue*. A-t-on *deviné* la cellule, son noyau, les chromosomes, leur division longitudinale, les centrosomes, le fuseau, etc., etc.?

De même, en ce qui concerne la phylogénèse, avait-on prévu l'Archéopteryx, l'Ammocète, l'Amphioxus, le Péripate, l'œuf de l'Echidné, etc., etc.? Et l'on voudrait reconstituer les traits et l'organisation des formes ancestrales primitives avec les infimes indices qu'elles ont laissés de leur existence!

Acceptons les recherches entreprises dans cette direction à cause des résultats détournés auxquelles elles conduisent sans les avoir cherchés, mais ne nous faisons point d'illusion sur leur inanité par rapport au but principal.

(*) Y. Delage, *La structure du protoplasma et les théories sur l'hérédité et les grands problèmes de la biologie générale*, page 746 (xvi-873 p., in-8. Paris, Reinwald, 1895.)

XI

Tableaux synoptiques de la classification des Procordés

Rappelons pour l'intelligence de ces tableaux que :

La désinence :	*ia*	indique les	classes ;
—	*iæ*	— —	sous-classes ;
—	*ida*	— —	ordres ;
—	*idæ*	— —	sous-ordres ;
—	*ina*	— —	tribus ;
—	*inæ*	— —	familles ;
—	*ea, eæ,* etc.	— —	groupes hors cadre.

Les nombres entre parenthèses renvoient aux pages où il est question des groupes correspondants.

1re CLASSE. — *HEMICHORDIA*.

Vermiformes; corps divisé en 3 segments primitifs, trompe, collier et tronc, contenant autant de compartiments séparés de la cavité générale, ceux de la trompe et du collier communiquant avec le dehors; tronc présentant une métamérisation qui porte seulement sur les organes respiratoires et génitaux; notocorde limitée à la trompe et se présentant sous la forme d'un diverticule creux du pharynx; pas de cavité atriale; système nerveux central limité à la portion dorsale du collier; tube digestif rectiligne, anus terminal; mœurs et habitat des Annélides (3).

Un seul grand genre, *Balanoglossus*, subdivisé en 5 genres plus restreints . . . . *Balanoglossus.* *Glandiceps.* *Spengelia.* *Schizocardium.* *Ptychodera.*

2e CLASSE. — *CEPHALOCHORDIA*.

Pisciforme; ni membres, ni mâchoires; une nageoire continue, dorsale, caudale et ventrale, mais immobile; corps non divisé en segments, mais présentant dans tous ses organes une disposition métamérique très accentuée, bien que non concordante dans tous; corde dorsale s'étendant dans toute la longueur du corps, du bout de la queue à l'extrémité de la tête; tube digestif rectiligne, anus ventral; une vaste cavité atriale communiquant avec le dehors par un pore ventral; nageant et se cachant dans le sable (68).

Un seul genre . . . . *Amphioxus.*

3e CLASSE. — *UROCHORDIA*.

Forme utriculeuse par suite de la disparition chez l'adulte (sauf dans le petit groupe des *Appendicularia*) d'un prolongement caudal qui contenait la corde dorsale, mais dans lequel les viscères ne se prolongeaient point; corps recouvert d'une tunique cellulosique; pharynx branchial énorme dans lequel les fentes branchiales présentent une disposition métamérique; tous les autres organes non métamériques; un vaste atrium s'ouvrant dorsalement ou en bas; tube digestif contourné, à anus supéro-dorsal; système nerveux réduit chez l'adulte à un ganglion dorsal prolongé en un fin cordon descendant; libres et pélagiques ou fixés par la face ventrale (132).

I. ***APPENDICULARIÆ.*** **Formes inférieures pélagiques à caractères larvaires, à queue et à corde persistantes, sans atrium ni trémas; pharynx communiquant avec le dehors par une simple paire d'orifices expirateurs; anus ventral s'ouvrant directement au dehors; habitant une capsule creuse formée par la tunique détachée de l'épiderme (155).** . .	1. ***ENDOSTYLOPHORIDA.*** Pharynx pourvu d'un endostyle (169).	*Oikopleura.* *Megalocercus.* *Appendicularia.* *Fritillaria.*
	2. ***POLYSTYLOPHORIDA.*** Pas d'endostyle, pharynx pourvu de quatre rangées de processus digitiformes (172).	*Kovalevskya.*

II. ***THALIÆ.*** **Formes libres, pélagiques, à axe morphologique rectiligne, à cavités pharyngienne et atriale très vastes, réduisant les viscères à une petite masse latérale, le *nucleus*; à branchie réduite à une bandelette ou à une cloison transversale; nageant au moyen d'anneaux musculaires entourant le corps; se multipliant par une alternance compliquée de générations polymorphes (174)**	1. ***SALPIDA*** **Orifice du cloaque légèrement dorsal; anneaux musculaires presque toujours incomplets ventralement; branchie réduite à une bandelette étroite ne laissant qu'un large stigmate de chaque côté; une seule génération de blastozoïtes (175)**	1. ***SALPIDÆ.*** **Caractères de l'ordre (203).**	*Salpa.* *Thalia.* *Pegea.*
		2. *OCTACNEMIDÆ.* **Formes aberrantes des grands fonds, octoradiées, fixées par la surface aborale; à branchie formant une lame continue (204)**	*Octacnemus.*
	2. ***DOLIOLIDA.*** **En forme de tonneau régulier, à axe morphologique rectiligne; anneaux musculaires réguliers et complets; branchie formant une cloison complète à nombreux stigmates; plusieurs générations de blastozoïtes (207)**		*Doliolum.* *Anchinia.* *Dolchinia.*

III. ASCIDIÆ. Formes fixées et à axe morphologique fortement concave dorsalement (sauf chez les Pyrosomes); pharynx branchial sacciforme, entouré par la cavité péribranchiale; se reproduisant avec ou sans alternance de générations, mais toujours sans polymorphisme (sauf encore les Pyrosomes) (228).

Ordre	Famille	Tribu	Genres
1. *LUCIDA*. Formes coloniales, libres, pélagiques, faisant transition aux *Thaliæ* (229).			*Pyrosoma*.
2. *SYNASCIDA*. Ascidies composées formant par bourgeonnement des colonies fixées . . (249)	1. *POLYCLINIDÆ*. Ascidiozoïdes empâtés dans une substance tunicale commune, formant des cœnobies irrégulières autour du cloaque commun et disposés perpendiculairement à la surface; de forme modérément allongée, le tube digestif, les organes génitaux et le cœur étant superposés dans un long sac viscéral situé au-dessous de la branchie (250)		*Polyclinum*. *Aplidium*. *Amaroucium*. *Sigillina*. *Fragarium*. *Morchellium*. *Circinalium*. *Polyclinopsis*.
	2. *DIDEMNIDÆ*. Ascidiozoïdes empâtés dans une substance tunicale commune, formant d'ordinaire des cœnobies irrégulières autour de cloaques communs et disposés perpendiculairement ou obliquement à la surface; de forme modérément allongée, les viscères étant rapprochés dans un court sac viscéral situé au-dessous de la branchie (259)	1. *DIDEMNINA*. Des cloaques communs (259).	*Didemnum*. *Cœlocormus*. *Diplosoma*.
		2. *DISTOMINA*. Pas de cloaques communs, sauf rare exception (268)	*Distaplia*. *Distoma*. *Archidistoma*.
	3. *BOTRYLLIDÆ*. Ascidiozoïdes empâtés dans une substance tunicale commune, groupés en cœnobies régulières autour de cloaques communs et disposés presque tangentiellement à la surface, de forme très courte, les viscères étant remontés sur le côté gauche, au-dessus du fond du sac branchial (271). . . .		*Botryllus*. *Polycyclus*.
	Appendice : *POLYSTYELIDEÆ*. Groupe mal défini et mal connu, dont le caractère bourgeonnant n'est pas établi pour tous les genres, et qui se rapproche presque autant des *Cynthidæ* que des *Synascida* (282)		*Goodsiria*. *Chorizocormus*. *Polystyela*.
	4. *CLAVELINIDÆ*. Ascidiozoïdes disposés sur des stolons rampants, épars ou plus ou moins groupés mais non empâtés dans une substance tunicale commune, ne formant pas de cœnobies, dépourvus de cloaque commun; de forme courte, sans abdomen, ou modérément allongée avec un abdomen, les viscères étant immédiatement au-dessous de la branchie, ou sur le côté gauche de cet organe (284).		*Clavelina*. *Perophora*. *Diazona*.
3. *MONASCIDA*. Ascidies simples, solitaires, fixées, ne bourgeonnant pas. . (293)	1. *PHALLUSIDÆ*. Siphons buccal à huit lobes, cloacal à six lobes; branchie non plissée, à sinus longitudinaux porteurs de papilles vasculaires, à stigmates droits (parfois courbés ou même spiraux); tentacules non ramifiés; une glande de chaque sexe dans l'anse intestinale (294).		*Ciona*. *Ascidia*. *Phallusia*. *Corella*. *Hypobythius*.
	2. *CYNTHIDÆ*. Siphons buccal et cloacal à quatre lobes; branchie plissée longitudinalement, à sinus longitudinaux non papillifères, à trémas toujours rectilignes; tentacules simples ou ramifiées; organes génitaux très variables de nombre et de disposition (300)	1. *STYELINA*. Corps sessile; tentacules simples; branchie à quatre plis au plus; estomac bien délimité, presque toujours cannelé, sans foie distinct (303).	*Styela*. *Polycarpa*. *Heterocarpa*. *Stolonica*.
		2. *CYNTHINA*. Corps sessile ou pédonculé; tentacules ramifiés; branchie ayant quatre plis au moins, le plus souvent six à huit; estomac lisse, peu renflé, foie distinct (306).	*Cynthia*. *Microcosmus*. *Boltenia*. *Culeolus*.
	3. *MOLGULIDÆ*. Siphons buccal à six lobes, cloacal à quatre lobes; branchie plissée longitudinalement, à sinus longitudinaux non papillifères, à trémas courbes, ordinairement spiraux; tentacules ramifiés; rein distinct; de chaque côté, symétriquement, deux glandes génitales, une de chaque sexe (309) . .		*Molgula*. *Anurella*. *Eugyra*. *Ascopera*.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

Consulter en outre : les ouvrages généraux de zoologie et d'embryogénie de CLAUS, HATSCHEK, LANG (trad. française par Curtel), E. PERRIER, VOGT et YUNG, BALFOUR, KORSCHELT et HEIDER, etc., etc.

PROCHORDATA

EN GÉNÉRAL

Affinités de leurs trois classes et origine des Vertébrés.

BATESON (W.). — The Ancestry of the *Chordata*. (Quart. Journ. of Micr. Sc., vol. 26, p. 535-571)........ 1886

BEARD (J.). — The old mouth and the new. A study in Vertebrate Morphology. (Anat. Anz., vol. 3, p. 15-24)........ 1888

—— Some Annelidan Affinities in the Ontogeny of the Vertebrate Nervous system. (Nature, vol. 39, p. 259)........ 1886

DELAGE (Y.). — La conception polyzoïque des êtres. (Rev. scient., vol. 10, p. 641-653, 13 fig.)........ 1896

DOHRN (A.). — Der Ursprung der Wirbelthiere und das Princip des Functionswechsels. (Leipzig, p. 1-15)........ 1875

—— Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. I. Der Mund der Knochenfische. (Mitth. d. Zool. Stat. Neapel, vol. 3, p. 253-263)........ 1881-1882

—— II. Die Thyroidea bei *Petromyzon*, *Amphioxus* und Tunicaten. (Mittheil. d. Zool. Stat. Neapel, vol. 6, p. 399-480, pl. 23-24)........ 1885

—— Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. III. Thyroidea und Hypobranchialrinne, Spritzlochsack und Pseudobranchialrinne bei Fischen, *Ammocœtes* und Tunikaten. (*Ibid.*, vol. 7, p. 301-337, pl. 4-5)........ 1887

EISIG (H.). — Monographie der Capitelliden des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeres-Abschnitte, nebst Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie und Physiologie. (Fauna und Flora des Golfes von Neapel, 16e Monogr., XXVII-907 p., 37 pl., 20 fig. dans le texte)........ 1887

FRORIEPS (A.). — Entwickelungsgeschichte des Kopfes. (Ergebn. d. Anat. u. Entwickelungsgesch. von *Merkel* u. *Bonnet*, I, p. 561-605, 11 fig. dans le texte)........ 1891

GARSTANG (W.). — Preliminary Note on a new Theory of the Phylogeny of the *Chordata*. (Zool. Anz., nº 444, p. 122-125.)........ 1894

GASKELL (W. H.). — Address to the physiological section on : « The origin of Vertebrates. » (Brit. Ass. for the Adv. of Sc., Meet. in Liverpool., 31 p., 9 fig. et in Proc. Cambridge Phil. Soc., vol. 9, p. 19-47)........ 1896

—— On the origin of Vertebrates, deduced from the study of *Ammocœtes*.
I. The origin of the brain;
II. The origin of the Vertebrate cranio-facial skeleton. (Journ. of Anat. and Physiol., vol. 32, n. 1., vol. 12, p. 513-581, pl. XIII [marquée comme appartenant au vol. 33, n. 1 (vol. 13)]........ 1898

GEOFFROY SAINT-HILAIRE (I.). — Philosophie anatomique (Paris)........ 1822

HUBRECHT (A. A. W.). — On the Ancestral Forms of the *Chordata*. (Quart. Journ. of Micr. Sc., vol. 23, p. 349-368, 1 pl.)........ 1883

—— The Relation of the *Nemertea* to the *Vertebrata*. (Quart. Journ. of Micr. Sc., vol. 26, p. 605-644, pl. 42. Reprinted from the Report on *Nemertea* of the Voyage of H. M. S. Challenger, vol. 19)........ 1887

KUPFFER (C.). — Die Stammverwandtschaft zwischen Ascidien und Wirbelthieren. (Arch. micr. Anat., vol. 6, p. 115-172, pl. 8-10)........ 1870

LANG (A.). — Ueber den Einfluss der festsitzenden Lebensweise auf die Thiere. (Jena, p. 1-166) ... 1888

MASTERMAN (A. T.). — On the *Diplochorda*. (Quart. Journ. of Micr. Sc., vol. 40, p. 281-366, pl. 18-26) ... 1897

—— On the « Notochord » of *Cephalodiscus*. (Zool. Anz., vol. 20, p. 443-450) ... 1897

MINOT (Ch. S.). — Cephalic homologies. A Contribution to the determination of the Ancestry of Vertebrates. (Am. Nat., vol. 31, p. 927-943. Trad. *in* Arch. zool. exp., sér. 3, vol. 5, p. 417-436) ... 1897

PATTEN (W.). — On the Origin of Vertebrates from Arachnids. (Quart. Journ. of Micr. Sc., vol. 31, p. 317-378. pl. 23 et 24) ... 1891

PERRIER (Ed.). — L'Origine des Vertébrés. C. R. Ac. de Paris, vol. 126, p. 1479 à 1486. 1898

OWEN. — Essays on the conario-hypophysial Tract and the Aspects of the Body in Vertebrate and Invertebrate Animals (London) ... 1883

SEDGWICK (A.). — On the Origin of metameric Segmentation and some other morphological questions. (Quart. Journ. of Micr. Sc., vol. 24, p. 43-82) ... 1884

—— The original Function of the canal of the Central Nervous System of *Vertebrata*. (Stud. Morph. Lab. Cambridge, vol. 2, p. 160-164) ... 1884

SEMPER (C.). — Die Verwandtschaftsbeziehungen der gegliederten Thiere. Würzburg 367 pages, 16 pl. (Arbeit. a. zool.-zoot. Inst.) ... 1875-1876

WIJHE (Van). — Die Betheiligung des Ectoderms an der Entwickelung des Vornierenganges. (Zool. Anz., vol. 9, p. 633-635) ... 1886

WILLEY (A.). — Studies on *Protochordata*. (Quart. Journ. of Micr. Sc., vol. 34, p. 317-360, pl. 34 et 35) ... 1893

HEMICHORDIA

AGASSIZ (A.). — The History of *Balanoglossus* and *Tornaria* (Mem. Amer. Acad. of Arts and Sc., vol. 9, p. 421-436, 3 pl.) ... 1873

BATESON (W.). — The early Stages in the Development of *Balanoglossus* (*sp. incert.*). (Quart. Journ. of Micr. Sc., vol. 24, p. 207-235, pl. 18-21) ... 1884

—— The later Stages in the Development of *Balanoglossus Kovalevskyi*. With a suggestion on the Affinities of the *Enteropneusta* (*Ibid.*, vol. 25, suppl., p. 81-122, pl. 4-9) 1885

—— Continued Account of the later Stages in the Development of *Balanoglossus Kovalevskyi*, and of the Morphology of the *Enteropneusta*. (Quart. Journ. of Micr. Sc., vol. 26, p. 512-533, pl. 28-33) ... 1886

BRIDE (Mac). — A Review of prof. Spengel's Monograph on *Balanoglossus* (Quart. Journ. of Micr. Sc., vol. 36, p. 385-420, pl. 29 et 30) ... 1894

HALDEMAN (G. B.). — Notes on *Tornaria* and *Balanoglossus*. (John Hopkins Univ. Circ., vol. 6, p. 44-45) ... 1886

HILL (J. P.). — On a new Species of Enteropneusta (*Ptychodera australiensis*) from the coast of New South Wales. (Proc. Linn. Soc. of New South Wales, vol. 10, p. 1-42, pl. 1-8) ... 1895

KOVALEVSKY (A.). — Anatomie des *Balanoglossus* (Delle Chiaje). (Mém. Acad. imp. Sc., Saint-Pétersbourg. 7e sér., vol. 10, no 3, 3 pl.) ... 1866

KŒHLER (R.). — Contribution à l'étude de la faune littorale des îles anglo-normandes. (Ann. Sc. nat., 6e sér., vol. 20, art. no 4, p. 1-62, 1 pl.) ... 1885

—— Contribution à l'étude des Entéropneustes. Recherches anatomiques sur le *Balanoglossus sarniensis* (*nov. sp.*). (Intern. Monatsschr. Anat. Hist., vol. 3, p. 139-190, pl. 4-6) ... 1886

—— Sur la parenté du *Balanoglossus*. (Zool. Anz., vol. 9, p. 506-507) ... 1886

HARMER (S. F.). — Appendice à l'ouvrage de Mac Intosh : Report ou *Cephalodiscus dodecalophus*. (Challenger's Reports, vol. 20, p. 39-47, fig. 1-4) ... 1887

INTOSH (W. C. Mc). — Report ou *Cephalodiscus dodecalophus*, Mc Intosh, a new type of the Polyzoa procured on the Voyage of H. M. S. Challenger. (Challenger's Reports, vol. 20, p. 1-39, pl. 1-7) ... 1887

LANG (A.). — Zum Verständniss der Organisation von *Cephalodiscus dodecalophus* Mc Intosh. (Jenaische Zeitschr., vol. 25, p. 1-12) ... 1890

MARION (A. F.). — Etudes zoologiques sur deux espèces d'Entéropneustes (*Balanoglossus Hacksi* et *Balanoglossus Talaboti*. (Arch. de zool. exp. et gén., 2e sér., vol. 4, p. 305-326, pl. 16 et 17, 4 fig. dans le texte) ... 1886

METCHNIKOV (E.). — Ueber eine Larve von *Balanoglossus*. (Arch. Anat. Physiol. Jahrg. 1866, p. 592-595, pl. 17 B) ... 1866

Metchnikov (E.). — Untersuchungen über die Metamorphose einiger Seethiere. I. Ueber *Tornaria*. (Zeitschr. f. wiss. Zool., vol. 20, p. 131-144, pl. 13)................ 1870
—— Ueber die systematische Stellung von *Balanoglossus*. (Zool. Anz., vol. 4, p. 139- et 153-157).. 1881
Morgan (T. H.). — Growth and Development of *Tornaria*. (Journ. of Morphol., vol. 5, p. 407-458, pl. 24-28)... 1891
—— The Development of *Balanoglossus*. (Journ. of Morph., vol. 9, p. 1-86, pl. 1-6).. 1894
Müller (J.). — Ueber die Larven und die Metamorphose der Echinodermen. (Abh. d. Akad. d. Wiss., Berlin, p. 75-109).. 1848
—— Ueber die Larven und die Metamorphose der Holothurien und Asterien. (*Ibid.*, p. 34-72).. 1850
—— Fortsetzung der Untersuchungen über die Metamorphose der Echinodermen. (*Ibid.*, p. 37-86).. 1850
Ritter (Wm. E.). — On a new *Balanoglossus-Larva* from the coast of California and its possession of an Endostyle. (Zool. Anz., vol. 17, n° 438, p. 24-30)......... 1894
Schimkevitch. — Ueber *Balanoglossus Merechkovskyi* Wagner. (Zool. Anz., vol. 11, p. 280-283).. 1888
—— Contribution à la faune de la mer blanche (en russe). (Saint-Pétersbourg, p. 1-74, 2 pl., *Balanoglossus Merechkovskyi* Wagner)............................ 1889
—— Ueber die morphologische Bedeutung der Organsysteme der Enteropneusten. (Anat. Anz., vol. 5, p. 29-32)... 1890
Sinel. — *Balanoglossus sarniensis*. J. N. 5586.
Spengel (J. W.). — Die Enteropneusten des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeres-Abschnitte. (Fauna und Flora des Golfes von Neapel, XVIIIe Monographie, 758 p., 37 pl., Berlin).. 1893
Willemoes-Suhm (R. von). — Biologische Beobachtungen über niedere Meeresthiere. IV. Ueber *Balanoglossus Kupfferi* aus dem Oeresund. (Zeitschr. f. wiss. Zool., vol. 21, p. 383-385, pl. 33, fig. 31, 32)...................................... 1871
Willey (A.). — *Spengelia*, a new genus of Enteropneusta. (Quart. Journ. Micr. Sc., n. s., vol. 40, p. 623-631, pl. 47).. 1898

CEPHALOCHORDIA

Ici, comme pour le *Balanoglossus*, nous donnons une bibliographie un peu plus complète que d'ordinaire, en raison de l'importance du sujet.

Andrews (E. A.). — An Undescribed Acraniate : *Asymmetron lucayanum*. (Studies Biol. Lab. John Hopkins Univ., vol. 5, 213-247, pl. 13 et 14)....................... 1893
Benham (W. B.). — The Structure of the Pharyngeal Bars of *Amphioxus*. (Quart. Journ. of Micr. Sc., p. 97-118, pl. 6 et 7).................................. 1893
Bert (P.). — *Amphioxus*. (C. R. Ac. Sc., Paris, p. 364-367)........................ 1867
Boveri (Th.). — Die Nierencanälchen des *Amphioxus*. Ein Beitrag zur Phylogenie des Urogenitalsystems der Wirbelthiere. (Zool. Jahrb., Abth. f. Morph., vol. 5, p. 429-510, pl. 31-34, 5 fig.).. 1892
—— Ueber die Bildungsstätte der Geschlechtsdrüsen und die Entstehung der Genitalkammern beim *Amphioxus*. (Anat. Anz., p. 170-181, 12 fig.)................... 1892
Bride (E. W. M^c.). — Note on the formation of the Germinal Layers in *Amphioxus*. (Proceed. Phil. Soc. Cambridge, vol. 9, p. 151-153)............................ 1896
—— The early development of *Amphioxus*. (Quart. Journ. Micr. Sc., n. s., vol. 40, p. 589-613, pl. 43-45).. 1898
Ebner (V. von). — Ueber den Bau von Chorda dorsalis des *Amphioxus* (*Branchiostoma*) *lanceolatus*. (Sitz. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturw. Cl., vol. 104, p. 199-228, 4 pl.) 1896
Eismond. — Zur Ontogenie des *Amphioxus lanceolatus*. (Biol. Centralbl., vol. 14, p. 353-360).. 1894
Fusari (R.). — Beitrag zum Studium des peripherischen Nervensystems von *Amphioxus lanceolatus*. (Intern. Monatsschrift für Anat. u. Physiol., vol. 6, p. 120-140, pl. 7 et 8).. 1889
Garbovsky (T.). — *Amphioxus* als Grundlage der Mesodermtheorie. (Anat. Anz., vol. 14, p. 473-497, 4 fig.. 1898
Gill (T.). — The genera of *Branchiostomidæ*. (Am. Nat., vol. 29, p. 457-459).......... 1895
Goodsir (J.). — On the Anatomy of *Amphioxus lanceolatus*. (Trans. Roy. Soc. Edinburg, vol. 15, p. 241-243.).. 1841

HATSCHEK (B.) — Studien über Entwickelung des *Amphioxus*. (Arb. Zool. Instit. Wien u. der zool. Stat. in Triest, vol. 4, p. 1-88, pl. 1-9) ... 1882
—— Mittheilungen über *Amphioxus*. (Zool. Anz., vol. 7, p. 517-520) ... 1884
—— Ueber den Schichtenbau von *Amphioxus*. (Anat. Anz., vol. 3, p. 662-667, 5 fig.) ... 1888
HESSE (R.). — Die Lichtempfindung des *Amphioxus*. (Anat. Anz., vol. 19, n° 21, p. 556-557) ... 1898
—— Untersuchungen über die Lichtempfindung bei niederen Thieren. IV. Die Sehorgane des *Amphioxus*. (Zeit. wiss. Zool., vol. 66, p. 456-465, pl. 24) ... 1898
HEYMANS (J.-F.) et STRICHT (O. van der). — Sur le système nerveux de l'*Amphioxus* et en particulier sur la constitution et la genèse des racines sensibles. (Mém. Cour. Ac. roy. sc. lett. et beaux-arts de Belgique, vol. 56, 74 p., 13 pl.) ... 1898
HUXLEY (T. H.). — Preliminary Note upon the Brain and Skull of *Amphioxus lanceolatus*. (Proceed. Roy. Soc., London, vol. 23, p. 127-132) ... 1874
—— On the Classification of the Animal Kingdom. (Journ. Linn. Soc., London, vol. 12, p. 199-226) ... 1876
JOSEPH (H.). — Ueber das Achsenskelett des *Amphioxus*. (Zeitschr. Wiss. Zool., vol. 59, p. 511-536) ... 1895
KIRKALDY (J. W.). — A Revision of the Genera and Species of the *Branchiostomidæ*. (Quart. Journ. Micr. Sc., vol. 37, p. 303-323, pl. 34 et 35.) ... 1895
KÖLLIKER (A.). — Ueber das Geruchsorgan von *Amphioxus*. (Müller's Archiv f. Anat. Physiol. vol. 2, p. 32-35, pl. 2, fig. 5) ... 1843
KOVALEVSKY (A.). — Entwickelungsgeschichte des *Amphioxus lanceolatus* (Mem. Acad. imp. Sc. Saint-Pétersbourg, 7e sér., vol. 11, p. 1-17, pl. 1-3) ... 1867
—— Weitere Studien über die Entwickelungsgeschichte des *Amphioxus lanceolatus* nebst einem Beitrage zur Homologie des Nervensystems der Würmer und Wirbelthiere. (Arch. mikr. Anat., vol. 13, p. 181-204, 2 pl.) ... 1877
KRAUSE (W.). — Die Lichtempfindung des *Amphioxus*. (Anat. Anz., vol. 19, p. 470-471.) 1898
—— *Id.* (Zool. Anz., vol. 20, p. 573) ... 1897
KUPFFER (C. von). — Studien zur vergleichenden Entwickelungsgeschichte des Kopfes der Kranioten. I. Die Entwickelung des Kopfes von *Acipenser sturio*, an Medianschnitten untersucht. (München und Leipzig, 95 p. (p. 84), 9 pl. (fig. 21 et 22), 7 fig. dans le texte) ... 1893
LANGERHANS (P.). — Zur Anatomie des *Amphioxus lanceolatus*. (Arch. f. mikr. Anat., vol. 12, p. 290-348, pl. 12-15) ... 1876
LANKESTER (E. Ray). — On Some New Points in the Structure of *Amphioxus* and their Bearing on the Morphology of Vertebrata. (Quart. Journ. Micr. Sc., vol. 15, p. 257-267) ... 1875
—— Contributions to the Knowledge of *Amphioxus lanceolatus* Yarrell. (*Ibid.*, vol. 29, p. 365-408, 5 pl.) ... 1889
—— Note on the development of the Atrial Chamber in *Amphioxus*. (*Ibid.*, vol. 40, p. 647-651) ... 1898
LANKESTER (E. Ray) et WILLEY (A.). — The Development of the Atrial Chamber of *Amphioxus*. (Quart. Journ. of Micr. Sc., vol. 31, p. 445-466, 4 pl.) ... 1890
LEGROS (R.). — Sur la Morphologie des glandes sexuelles de l'*Amphioxus lanceolatus*. (3e congrès internat. de zool. tenu à Leyde en septembre 1895. Compte rendu du congrès, p. 487-500, pl. 3) ... 1896
—— Développement de la cavité buccale de l'*Amphioxus lanceolatus*. Contribution à l'Etude de la morphologie de la tête. (Arch. d'anat. microsc., vol. 1, p. 508-542, pl. 21-23, vol. 2, p. 1-44, pl. 1-2) ... 1898
LEUCKART, RUDOLPH et PAGENSTECHER (A.). — Untersuchungen über niedere Seethiere. *Amphioxus lanceolatus*. (Müller's Archiv f. Anat. u. Physiol., vol. 11, p. 558-569, pl. 18) ... 1858
LWOFF (B.). — Ueber Bau und Entwickelung der Chorda von *Amphioxus*. (Mitth. d. zool. Stat. Neapel, vol. 9, p. 483-502, 1 pl.) ... 1891
—— Ueber einige wichtige Punkte in der Entwickelung des *Amphioxus*. (Biol. Centralbl., vol. 12, p. 729-744, fig. 1-8) ... 1892
—— Ueber den Zusammenhang von Markrohr und Chorda beim *Amphioxus* und ähnliche Verhältnisse bei Anneliden. (Zeitschr. f. wiss. Zool., vol. 65, p. 299-308, pl. 17) ... 1893
—— Die Bildung der primären Keimblätter und die Entstehung der Chorda und des Mesoderms bei den Wirbelthieren. (Bull. Soc. imp. nat. Moscou, p. 57-137 et 160-256, 6 pl.) ... 1894

MOREAU (C.). — Recherches sur la structure de la corde dorsale de l'*Amphioxus*. (Bull. Acad. roy. de Belgique, vol. 39, 22 p., 1 pl.)........ 1875

MÜLLER (J.). — Ueber den Bau und die Lebenserscheinungen des *Branchiostoma lubricum* Costa, *Amphioxus lanceolatus*, Yarrell. (Berlin, 4°, 40 p., 5 pl.)........ 1844

—— Ueber die Jugendzustände einiger Seethiere. (Monatsber. königl. preuss. Akad. d. Wiss., Berlin, p. 468-474)........ 1851

MÜLLER (W.). — Ueber das Urogenitalsystem des *Amphioxus* und der Cyclostomen. (Jena, p. 1-38, 1 pl.)........ 1875

—— Ueber die Hypobranchialrinne der Tunikaten und deren Vorhandensein bei *Amphioxus* und den Cyclostomen. (Jen. Zeitschr. f. Naturwiss., vol. 7, p. 327-332)........ 1873

OVSJANNIKOV (P.). — Ueber das Centralnervensystem des *Amphioxus lanceolatus*. (Bull. Acad. imp. des sciences de Saint-Pétersbourg, vol. 12, p. 287-302, 1 pl.)........ 1868

PLATT (Julia B.). — Fibres connecting the Central Nervous system and Chorda in *Amphioxus*.. (Anat. Anz., vol. 7, p. 282-284, 3 fig.)........ 1892

QUATREFAGES (A. de). — Mémoire sur le système nerveux et sur l'histologie du Branchiostome ou *Amphioxus*. (Ann. Sc. nat. (3), vol. 4, p. 197-248, pl. 10-13)........ 1845

RATHKE (H.). — Bemerkungen über den Bau des *Amphioxus lanceolatus*, eines Fisches aus der Ordnung der Cyclostomen. (4°, 38 p., 1 pl., Königsberg)........ 1841

RETZIUS (G.). — Zur Kenntniss des centralen Nervensystems von *Amphioxus lanceolatus*. (Biolog. Untersuch., Neue Folge, vol. 2, p. 29-46, pl. 11-14, Stockholm)........ 1890

—— Das hintere Ende des Rückenmarks und sein Verhältniss zur *Chorda dorsalis* bei *Amphioxus lanceolatus*. (RETZIUS, Biol. Unters., N. F., vol. 7, p. 26-28)........ 1895

RICE (H. J.). — Observations upon the Habits, Structure and Development of *Amphioxus lanceolatus*. (Am. Nat., vol. 14, p. 171-210, pl. 14 et 15)........ 1880

ROHDE (E.). — Histologische Untersuchungen über das Nervensystem von *Amphioxus lanceolatus*. (Zoolog. Beitr., vol. 2, p. 169-211, pl. 15 et 16)........ 1888

ROHON (J. V.). — Untersuchungen über *Amphioxus lanceolatus*. Ein Beitrag zur vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. (Denkschr. d. math.-naturw. Classe d. Kais. Akad. d. Wissensch., vol. 45, p. 1-64, pl. 1-6)........ 1882

ROLPH (W.). — Untersuchungen über den Bau des *Amphioxus lanceolatus*. (Morph. Jahrb., vol. 2, p. 86-164, pl. 5 à 7)........ 1876

SCHNEIDER (A.). — Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwickelungsgeschichte der Wirbelthiere. I. *Amphioxus lanceolatus*. (4°, 164 p. (p. 3-31), 16 pl. (pl. 14-16), 3 fig. dans le texte, Berlin)........ 1879

SOBOTTA (J.). — Die Befruchtung des Eies von *Amphioxus lanceolatus*. (Vorläuf. Mitth.) (Anat. Anz., vol. 10, p. 129-137, fig. 1-5)........ 1895

SPENGEL (J. W.). — Beitrag zur Kenntniss der Kiemen des *Amphioxus*. (Zool. Jahrb. Abth. f. Morph., vol. 4, p. 257-296, pl. 17 et 18)........ 1890

STIEDA (L.). — Studien über den *Amphioxus lanceolatus*. (Mem. Acad. imp. des sciences de Saint-Pétersbourg, 7e sér., vol. 19, p. 1-70, pl. 1-4)........ 1873

STRICHT (O. van der). — La maturation et la fécondation de l'œuf de l'*Amphioxus*. (Bull. ac. roy. sc., Belgique, Arch. de Biol., vol. 14, p. 469-495, 2 pl.)........ 1896

—— Voir Heymans (J.-F.) et Stricht (O. van der).

WEISS (F. E.). — Excretory Tubules in *Amphioxus lanceolatus*. (Quart. Journ. Micr. Sc., vol. 31, p. 489-497, pl. 34-35)........ 1890

WIJHE (J. W. Van). — Die Kopfregion der Cranioten beim *Amphioxus*, nebst Bemerkungen über die Wirbeltheorie des Schädels. (Anat. Anz., vol. 4, p. 558-566).. 1889

—— Ueber *Amphioxus*. (*Ibid.*, vol. 8, p. 152-172)........ 1893

—— Sur les sinus cardiaques. (Verh. Ak. Amsterdam, p. 108-115)........ 1894

WILLEY (A.). — The later Development of *Amphioxus*. (Quart. Journ. of Micr. Sc., vol. 32, p. 183-235, pl. 13-15)........ 1891

—— Report on a Collection of *Amphioxus*, made by Professor A. C. HADDON in Torres Straits. (*Ibid.*, vol. 35, p. 361-371, 1 fig. dans le texte)........ 1894

—— *Amphioxus* and the Ancestry of the Vertebrates. (Columbia Univ. Biolog. Series, II, vol. 14, 309 p. 135 fig.)........ 1894

WILSON (E. B.). — *Amphioxus* and the Mosaic Theory of Development. (Journ. of Morph., vol. 8, p. 579-678, 10 pl.)........ 1893

UROCHORDIA

Andouin et Milne Edwards (H.). — Recherches pour servir à l'histoire naturelle du littoral de la France.......... 1823

Apstein (C.). — Die Thaliacea der Plankton-Expedition. B. Vertheilung der Salpen. (Ergebn. der Plankton-Expedition. p. 1-68, pl. 1-4, 14, fig.).......... 1894

Barrois (J.). — Mémoire sur les membranes embryonnaires des Salpes. (Journ. de l'Anat. et de la Physiol., vol. 17, p. 455).......... 1881

—— Recherches sur le cycle génétique et le bourgeonnement de l'Anchinie. (Journ. de l'Anat. et Physiol., vol. 21, p. 193-267, pl. 8-12; Abstr. Journ. Roy. Micr. Soc., II, p. 630).......... 1885

Beneden (P. J. van). — Recherches sur l'Embryogénie, l'Anatomie et la Physiologie des Ascidies simples. (Mémoires Acad. Roy. Belg., vol. 20, p. 1; et Froriep, Neue Notizen, vol. 38, n° 829, p. 225; et Bull. Acad. Bel., vol. 13, p. 76; l'Institut, vol. 14, n° 657 *bis*, p. 265; extr. *in* Ann. Mag. Nat. Hist., vol. 17, p. 248)..... 1847

Beneden (E. van). — Les Tuniciers sont-ils des Poissons dégénérés? (Zool. Anz. vol. 10, Nr. 257, p. 407-413, und vol. 10, Nr. 258, p. 433-436).......... 1887

—— Les genres *Ecteinascidia* Herd., *Rhopalæa* Phil. et *Sluiteria* n. g. Note pour servir à la classification des Tuniciers. (Bull. Acad. Belg., vol. 14, p. 19-45).......... 1887

—— Recherches sur la morphologie des Tuniciers. (Arch. Biol., vol. 6, p. 237-476; vol. 7, p. 16).......... 1886

—— Les orifices branchiaux externes des Ascidies et la formation du cloaque. (Bull. Acad. Roy. de Belgique, série 3, vol. 13, p. 631).......... 1884

—— Le système nerveux central des Ascidies adultes et ses rapports avec celui des larves urodèles. (Bull. Acad. Roy. Sc. Belgique (3), vol. 8, n° 7, p. 13, et Archives de Biologie, vol. 5 fasc., 2, p. 317).......... 1884

—— Recherches sur le développement postembryonnaire d'une Phallusie. (Arch. de Biol., vol. 5, p. 611).......... 1884

—— Les Tuniciers sont-ils des poissons dégénérés? Quelques mots de réponse à Dohrn. (Zool. Anz., vol. 10, p. 407-413 et 433-436).......... 1887

Beneden (van) et Julin. — La segmentation chez les Ascidiens et ses rapports avec l'organisation de la larve. (Bull. Acad. Roy. Sc. Belgique (3), vol. 7, n° 5, p. 431 et Arch. de Biol., vol. 5, fasc. 1, p. 111).......... 1884

—— Recherches sur la morphologie des Tuniciers. (Arch. de Biol., vol. 6, p. 237-476, pl. 7-16).......... 1886

Borgert. — Ueber *Doliolum denticulatum* und eine neue dieser Art nahe verwandte Form aus dem atlantischen Ocean. (Zeitschr. f. wiss. Zool., vol. 56, p. 402-408, fig.).. 1893

—— Die Doliolum-Ausbeute des « Vettor Pisani ». (Zool. Jahrb. Abth. f. Syst., vol. 9, p. 714-719).......... 1896

Brooks (W. K.). — The *Genus Salpa*, a Monographie (with a supplementary Paper by Maynard M. Metkalf. (Mem. Biol. Lab. J. Hopkins Univ. II, 396 p., 28 fig., 57 pl.). 1893

Castle (W. E.). — On the cell lineage of the Ascidian egg. (Proc. Amer. Acad. arts sc., vol. 2, p. 200-216, 2 pl.).......... 1895

—— The early embryology of *Ciona intestinalis*. Flemming (L.). (Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard College, vol. 27, p. 201-280, 13 pl.).......... 1896

Chabry (L.). — Contribution à l'embryologie normale et teratologique des Ascidies simples. (Jour. Anat. Phys. Paris, vol. 23, p. 167-319, fig).......... 1887

Caullery (Maur.). — Contribution à l'étude des Ascidies composées. (Bull. sc. France et Belg., p. 1-137-158, 7 pl.).......... 1895

—— Sur les Synascidies du genre *Colella* et le polymorphisme de leurs bourgeons. (C. R. Ac. Sc., Paris, T. 122, p. 1066-1869).......... 1896

Davidoff (M.). — Untersuchungen zur Entwickelungsgeschichte der *Distaplia magnilarva* Della Valle, einer zusammengesetzten Ascidie. 2. Abschnitt, Allgemeine Entwickelungsgeschichte der Keimblätter. (Mitth. d. Z. Stat. Neapel, vol. 9, p. 533-651, 3 fig., pl. 18-24).......... 1891

—— Untersuchungen zur Entwickelungsgeschichte der *Distaplia magnilarva* Della Valle, einer zusammengesetzten Ascidie. (Mitth. d. Z. Stat. Neapel, vol. 9, p. 113-178, pl. 5-6).......... 1889

—— Ueber den *Canalis neurentericus anterior* bei den Ascidien. (Anat. Anz. 8. Jahrg., p. 301-303).......... 1893

Dolley (Ch.). — On the Histology of *Salpa*. (Proc. Ac. N. Sc. Philadelphia, p. 298-308). 1887

DOHRN (Anton). — Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. 9. Die Bedeutung der unpaaren Flosse für die Beurtheilung der genealogischen Stellung der Tunicaten und des *Amphioxus*, und die Reste der Beckenflosse bei Petromyzon. (Mitth. d. Z. Stat. Neapel, vol. 6, p. 399-432, pl. 23-24)........ 1886
—— Erwiderung an E. van Beneden. (Zool. Anz., vol. 10., p. 582-583)........ 1887
DRASCHE (R. von). — Zur Classification der Synascidien. (Zool. Anzeiger No. 128, p. 695.) 1882
EDWARDS (H. Milne) et AUDOUIN (J. F.). — Recherches sur l'histoire nat. du litt. de la France. (Vol. 1, p. 70, Paris)........ 1832
—— Observations sur les Ascidies composées des côtes de la Manche. (Mem. Acad. Sc., Paris, vol. 18, p. 217)........ 1842
FLODERUS (Matt.). — Ueber die Bildung der Follikelhüllen bei den Ascidien. (Zeitschr. wiss. Zool., vol. 51, p. 163, 253, 260, 1 pl.)........ 1896
FOL (H.). — Etudes sur les Appendiculaires du détroit de Messine. (Mem. Soc. de Phys. d'Hist. nat. de Genève, vol. 21, p. 445-499)........ 1872
—— Sur la formation des œufs chez les Ascidies. (Jour. de Microgr., vol. 1, p. 281)... 1877
—— Sur l'œuf et ses enveloppes chez les Tuniciers. (Recueil zool. Suisse, vol. 1, p. 91-160, pl. 7 et 8)........ 1884
FRANCHIMONT. — Sur la cellulose animale ou tunicine. (C. R. Ac. Sc. Paris, vol. 79, p. 755). 1879
GANIN (M.). — Observations on the development of *Didemnum* and *Botryllus*. (Progr. Univ. Warsch, 1870, n° 4, 66 p. En russe)........ 1870
GARSTANG (W. A.). — On the development of the stigmata in Ascidians. (Proc. R. Soc. London, vol. 51, p. 505-513)........ 1892
—— Outlines of a new classification of the Tunicata. (Rep. 65 Meet. Brit. Ass. Ipswich, 1895, p. 718-719)........ 1896
—— *Perennichordata* (*Copelata*), *Caducichordata* : *Thaliacea* and *Ascidiacea*. (Extr. in : J. R. M. S. London, p. 48-49)........ 1896
GIARD (A.). — Recherches sur les Ascidies composées ou Synascidies. (Archiv. zool. exp. vol. 1, p. 501)........ 1872
—— Contributions à l'histoire naturelle des Synascidies. (Archiv. de zool. exper., vol. 2, p. 481)........ 1873
—— Sur le bourgeonnement des larves d'*Astellium spongiforme* Gd. et sur la pœcilogonie chez les Ascidies composées. (C. R. Ac. Sc. Paris. vol. 112, p. 301-304). 1891
GÖPPERT (E.). — Untersuchungen über das Sehorgan der Salpen. (Morph. Jahrb. vol. 19, p. 250-294 fig., pl. 8-10)........ 1892
GROBBEN (Carl). — *Doliolum* und sein Generationswechsel. (Arb. d. zool. Instit. Wien, vol. 4, p. 201-298, pl. 18-22)........ 1882
HEATH (A.). — On the Structure of the Polycarp and the Endocarp in the Tunicata. (Proc. Lit. and. Phil. Soc. Liverpool, vol. 37, p. 185)........ 1883
HEIDER (K.). — Ueber die Bedeutung der Follikelzellen in der Embryonalentwickelung der Salpen. (Sitz. d. Berl. Ges. d. Nat.-Freunde, Berlin, p. 232-242)..... 1893
HERDMAN (W. A.). — Report upon the Tunicata collected during the voyage of H. M. S. Challenger. Part I. Ascidiæ simplices. (Zool. Chall. Exp. VI, p. 1-296, pl. 1-37). 1882
—— Report on the Tunicata (the voyage of H. M. S. Challenger).
Part I. Ascidiæ simplices, p. 1-296, pl. 1-37, fig........ 1882
Part II. Ascidiæ compositæ, p. 1-432, pl. 1-49, carte et fig........ 1886
Part III. p. 1-166, pl. 1-11 et fig........ 1888
—— Report upon the Tunicata collected during the Cruises of H. M. SS. "Lightning" and "Porcupine". (Trans. Roy. Soc. Edin., vol. 32, part 2, p. 219)........ 1884
—— On the genus *Ecteinascidia* and its relations, with descriptions of two species and classification of the Family Clavelinidæ (Trans. Biol. Soc. Liverpool, p. 144-163, pl. 6-7)........ 1890
—— On the Olfactory Tubercle as a specific character in simple Ascidians. (Proc. Roy. Phys. Soc. Edimb., vol. 6, p. 254)........ 1885
—— On the phylogeny of the *Tunicata*. (Proc. Roy. Soc. Edimb., session 1885-86, p. 444-445)........ 1886
—— The classification of the *Tunicata* in Relation to Evolution. (Nature, vol. 44, p. 130-133)........ 1891
—— A Revised Classification of the *Tunicata*, with Definitions of the Orders, Suborders, Families, subfamilies, and genera and analytical keys to the species. (Journ. Linn. Soc. London, vol. 23, p. 558-652........ 1891
—— Note on atrial or circum-cloacal tentacles in the *Tunicata*. (Bull. Sc. France, Belg., vol. 25, p. 56-58, et in Rep. 62th Meet Brit. Ass. adv. Sc., p. 788-789)... 1893

HERTWIG (R.). — Beiträge zur Kenntniss des Baues der Ascidien. (Jenaische Zeitschr., vol. 7, p. 74)........ 1872

HJORT (Johan). — Ueber den Entwickelungscyclus der zusammengesetzten Ascidien. (Mitth. d. Z. Stat. Neapel, vol. 10, p. 584-617, pl. 37-39)........ 1893

HJORT (J.) et BONNEVIE (Fr.). — Ueber die Knospung von *Distaplia magnilarva*. (Anat. Anz., vol. 10, p. 389-394, 3 fig.)........ 1895

HUXLEY (T.-H.). — On the Anatomy and Physiology of *Salpa* and *Pyrosoma*. (Phil. Trans., part I, p. 567; et Roy. Soc. Proc. Lond., vol. 6, p. 37, et l'Institut, vol. 19, n° 923, p. 293)........ 1851

—— On the Anat. and Phys. of *Salpa* and *Pyrosoma*. (Proc. Roy. Soc. Lond, vol. 6, p. 37). 1854

—— Observation upon *Appendicularia* and *Doliolum*. (Proc. Roy. Soc. London., vol. 6, p. 41)........ 1854

JOLIET (Lucien). — Etudes anatomiques et embryogéniques sur le *Pyrosoma giganteum* suivies de recherches sur la faune de Bryozoaires de Roscoff et de Menton. (Paris, p. 1-116, 5 pl.)........ 1888

JOURDAIN (S.). — De la déglutition chez les Synascidies. (Bull. soc. philom. Paris, vol. 8, T. IV, p. 35-36)........ 1892

JULIN (C.). — Recherches sur l'organisme des Ascidies simples, sur l'hypophyse, etc. (Arch. de Biologie, vol. 2, p. 59-126, pl. 1-4)........ 1881

—— Structure et développement des glandes sexuelles ovogénèse, spermatogénèse et fécondation chez *Styleopsis grossularia*. (Bull. Sc. France, Belg., vol. 25, p. 93-154 (comm. prélim.)........ 1893

—— Les Ascidiens des côtes du Boulonnais. Recherches sur l'anatomie et l'embryogénie de *Styleopsis grossularia*. (Bull. Sc. France, Belg., vol. 24, p. 208-259)... 1893

—— Recherches sur la blastogénèse chez *Distaplia magnilarva* et *D. rosea*. (Compt. rend., 3e Congr. internat. de zool. à Leyde, p. 507-524, 13 fig.)........ 1895

KLAATSCH (H.). — Ueber Kernveränderungen im Ectoderm der Appendicularien bei der Gekräusebildung. (Morph. Jahrb., vol. 22, p. 142-144, 3 fig.)........ 1895

KOROTNEFF (A.). — Die Knospung der *Anchinia*. (Zeitschr. f. wiss. Zool., vol. 50, p. 50). 1884

—— La *Dolchinia mirabilis* (nouveau Tunicier). (Mitth. d. Z. Stat. Neapel, vol. 10, p. 187-205, pl. 12-13)........ 1891

—— Zur Entwicklung der Salpen. (Biol. Centr., p. 831-833, 1 fig.)........ 1895

—— Embryologie der *Salpa democratica* (*mucronata*). (Zeitschr. f. wiss. Zool., vol. 49, p. 29-44-45, 1 pl.)........ 1895

—— Zur Embryologie von *Salpa cordiformis-zonaria* und *musculosa-punctata*. (Mitth. Zool. Stat. Neapel, vol. 12, p. 331-350-352, 3 pl.)........ 1896

KOVALEVSKY (A.). — Entwickelungsgeschichte der einfachen Ascidien. (Mem. Acad. Sc. Saint-Pétersb., sér. VII, vol. 10, p. 1)........ 1866

—— Weitere Studien über die Entwickelung der einfachen Ascidien. (Arch. mikr. Anat., vol. 7, p. 101-130, pl. 10-13)........ 1871

—— Ueber die Entwickelungsgeschichte der *Pyrosoma*. (Arch. f. microsc. Anat., vol. 11, p. 597-635, pl. 37-41)........ 1875

—— Ein Beitrag zur Kenntniss der Excretionsorgane. (Biol. Centralbl., vol. 9, p. 43 et suiv. : Ascidies, p. 75-76)........ 1889

—— Einige Beiträge zur Bildung des Mantels der Ascidien. (Mem. Acad. Saint-Pétersbourg., série 7, vol. 38, 20 p., 2 pl.)........ 1892

KOVALEVSKY et BARROIS. — Matériaux pour servir à l'histoire de l'*Anchinia*. (Journ. de l'Anat. et de la Physiol., vol. 19, p. 1-23, 3 pl.)........ 1883

KROHN (A.). — Ueber die Entwickelung der Ascidien (Müller's Archiv., p. 312)....... 1852

—— Ueber die Gattung *Doliolum*. (Wiegmann, Archiv., vol. 18, p. 53; et Ann. Mag. Nat. Hist., 2e série, vol. 10, p. 119)........ 1852

KUPFFER (C.). — Zur Entwickelung der einfachen Ascidien. (Archiv Mikrosc. Anat., vol. 8, p. 358)........ 1872

LACAZE-DUTHIERS (H. de). — Sur un genre nouveau d'Ascidies (*Chevreulius*). (Ann. d. Sc. nat. ser. 5, vol. 4, p. 293)........ 1865

—— Recherches sur l'organisation et l'embryogénie des Ascidies. (C. R. Ac. Sc., Paris, vol. 70, p. 1154)........ 1870

—— Les Ascidies simples des côtes de France. (Arch. de zool. exp., vol. 3, p. 119-257 et 531)........ 1874

—— Note sur l'origine des vaisseaux de la tunique chez les Ascidies simples. (C. R. Ac. Sc., vol. 80, p. 600)........ 1875

—— Les Ascidies simples des côtes de France. (Archiv. de zool. exp., vol. 6, p. 457).. 1877

LACAZE-DUTHIERS (H. de). — Sur un élément microscopique pouvant guider dans la détermination des Cynthiadées. (C. R. Ac. sc. Paris, vol. 89, nº 25, p. 1103).. 1884
LACAZE-DUTHIERS et DELAGE (Y.). — Etudes anatomiques et zoologiques sur les Cynthidies. (Archiv. z. Exp., vol. 7, p. 519-534, 3 fig., vol. 24)................ 1889
—— Faune des Cynthiadées de Roscoff et des côtes de Bretagne. (Mém. de l'Acad. des Sc., vol. 105, 323 p., 20 pl. en couleurs)................ 1892
LAHILLE (F.). — La Taxonomie des Tuniciers. (Comptes rendus Soc. Hist. Nat. Toul., séance du 16 juin 1886)................ 1886
—— Recherches sur les Tuniciers des côtes de France. (Toulouse, 328 p., 176 fig.)... 1890
—— Les Tuniciers sont-ils les ancêtres des Vertébrés? (Proc. verb. soc. N. H., Toulouse, 1887, p. 65-67)................ 1888
—— Etude systématique des Tuniciers. (Ass. Franc. Avanc. sc. Congrès de Toulouse, 12 fig.)................ 1887
LEE (ART. BOLLES). — On a little-known sense-organ in *Salpa*. (Quart. Journ. of Micr. Sc., vol. 32, p. 89-97, T. X)................ 1888
LEFEVRE (George). — On Budding in *Perophora*. (Johns. Hopk. Univ. Circul., vol. 14, p. 75-77, 5 fig.)................ 1895
—— Budding in *Ecteinascidia*. (Anat. Anz., vol. 13, p. 473-483, 6 fig.)................ 1897
LOHMANN (H.). — Die Appendicularien. Ergebnisse der Plankton-Expedition. (II. E. c. 148 p., 20 pl., 3 c., 1 diagr.)................ 1896
MAURICE (Charles). — Etude monographique d'une espèce d'Ascidie composée (*Fragaroides aurantiacum* n. sp.) (Archiv. Biol., vol. 8, p. 205-495, pl. 16ª-19)....... 1888
METCALF (M.). — Notes upon an apparently new species of *Octacnemus*, a Deep-sea, salpa-like Tunicate. (J. Hopkins Univ. Circ., vol. 12, p. 98-100, fig.)........ 1893
—— The Eye and subneural Gland of *Salpa*. (Brooks : The *Genus Salpa*, Part IV, vol. 47-57, p. 305-370, 389-396)................ 1893
—— Notes on Tunicate Morphology. (Anat. Anz., vol. 11, p. 277-280, 3 fig.).......... 1895
I. The « sub neural » gland in Ascidians (Anat. Anz. vol. 11, p. 329-340, 9 fig.). 1895
II. The follicle cells in *Salpa* (Zool. Anz., vol. 20, p. 210-217)............. 1897
—— The neural gland in *Ascidia atra*. (Zool. Bull., vol. 1, p. 143-146, 4 fig.)......... 1897
METSHNIKOFF (T.). — Zur Entwickelung der einfachen Ascidien. (Zeitschr. f. wiss. Zool., vol. 22, p. 339)................ 1872
MINGAZZINI (P.). — Sulla rigenerazione nei Tunicati (Boll. soc. Natural. Napoli, vol. 5, p. 76-79)................ 1891
MORGAN (T. H.). — The origin of the test-cells of Ascidians. (Journ. Morph. Boston, vol. 4, p. 195-204, pl. 8)................ 1891
NEWTSEAD (A. H. L.). — On the Perivisceral Cavity of Ciona (Quart. Journ. Micr. Sc. (2), vol. 35, p. 119-129, pl. 8)................ 1893
OKA (A.). — Die periodische Renegeration der oberen Körperhälfte bei den Diplosomiden. (Biol. Centralbl., vol. 12, p. 265-268, fig. Cf. aussi : Amer. Natur., vol. 26, p. 619-620)................ 1892
—— Ueber die Knospung der Botrylliden. (Zeitschr. f. wiss. Zool., vol. 54, p. 521-547, pl. 20-22)................ 1892
PIZON (A.). — Histoire de la blastogénèse chez les Botryllidés. (Ann. sc. N. (7), vol. 14, p. 1-386, 4 fig., pl. 1-9.)................ 1893
—— Evolution du système nerveux et de l'organe vibratile chez les larves d'Ascidies composées. (C. R. Ac. sc. Paris, vol. 120, p. 462-464)................ 1895
—— Contribution à l'embryogénie des Ascidies simples. (C. R. Ac. Sc. Paris, p., 270-273). 1895
—— Les Membranes embryonnaires et les cellules de rebut chez les Molgules. (C. R. Ac. Sc. de Paris, vol. 22, p. 40-42; Ext. Rev. scient. (4), vol. 5, p. 85)........ 1896
—— Embryogénie de la larve double des Diplosomidés. (C. R. Ac. Sc. Paris, 14 mars). 1898
RITTER (W. E.). — On Budding in *Goodsiria* and *Perophora*. (Anat. Anz., vol. 10, p. 364-368)................ 1895
—— Some facts and Reflections drawn from a study of Budding in compound Ascidians. (Rep. 65, Meet. Brit. ass., Ipswich, 1895, p. 715-718)................ 1896
—— Budding in Compound Ascidians, based on Studies on *Goodsiria* and *Perophora*. (Journal of Morph., vol. 12, p. 149-238)................ 1896
ROULE (L.). — Recherches sur les Ascidies simples des côtes de Provence (Phallusiadées). (Ann. du Mus. Hist. Nat. Marseille, vol. 2, Mémoire nº 1).......... 1884
—— Recherches sur les Ascidies simples des côtes de Provence. (Bibliothèque de l'école des hautes études. Sect. d. Sc. nat., vol. 31, art., nº 8, p. 1-229, pl. 1-13; et Ann. d. Sc. nat., zool. (6), vol. 20, 229 p., 13 pl.)................ 1886

ROULE (L.). — Recherches sur les Ascidies simples des côtes de Provence. (Ann. Sc. nat. (6), vol. 20, art. nº 1, 229 p., 13 pl.)........................... 1886
—— Revision des espèces de Phallusiadées des côtes de Provence. (Recueil zool. Suisse, vol. 3, p. 209-299, pl. 12-15).. 1887
SABATIER (A.). — Sur les œufs des Ascidiens. (Mém. Acad. Montpellier, vol. 10, p. 429-480.) (Abstr. Journ. Roy. Micr. Soc. (2), V. p. 987)........................ 1885
SALENSKY (W.). — Beiträge zur Embryonalentwickelung der Pyrosomen. (Jahrb. Morph. Abth., vol. 4, p. 424-477, pl. 26-28)........................... 1890
—— Beiträge zur Embryonalentwickelung der Pyrosomen. (Zool. Jahrb. Abth. Morph., vol. 5, p. 1-98, pl. 1-8).. 1891
—— Ueber die Thätigkeit des Kalymmocyten (Testazellen) bei der Entwickelung einiger Synascidien. (Festschr. Leuckart, Leipzig, p. 109-120, pl. 14, 15).............. 1892
—— Morphologische Studien an Tunicaten. Ueber das Nervensystem der Larven und Embryonen von *Distaplia magnilarva*. (Morph. Jahrb., vol. 20, p. 48-74, pl. 4, 5). 1893
—— Ueber die Metamorphose der *Distaplia magnilarva*. Ein Beitrag zur Geschichte der Metagenesis der Tunicaten. (Morph. Jahrb., vol. 20, p. 449-542, pl. 16-20). 1893
—— Ueber die Entstehung der Metagenesis bei Tunicaten. (Biol. Centralbl., vol. 13, p. 126-146).. 1893
—— Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Synascidien. 2. Ueber die Entwickelung von *Didemnum niveum*. 3. Allgemeiner Theil. (Mitth. Zool. Stat. Neapel, p. 488-626, 627-630, 4 fig. et 4 pl.).. 1895
—— Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Synascidien (Mittheilungen d. Zool. Stat. Neapel).
I. Ueber die Entwicklung von *Diplosoma Listeri*, p. 368-474, pl. 17-20, 1 fig.. 1894
II. Ueber die Entwicklung von *Didemnum niveum*.
III. Allgemeiner Theil, p. 488-630, pl. 21-24, 4 fig...................... 1895
SAVIGNY (J. C.). — Mémoires sur les animaux sans vertèbres, fasc. 1, pl. 2........... 1816
—— Tableau systématique des Ascidies tant simples que composées................ 1816
SEELIGER (O.). — Die Entwickelung der socialen Ascidien. (Jen. Zeitschr. f. Naturw., vol. 18, Heft 1, p. 45).. 1884
—— Die Knospung der Salpen. (Jen. Zeitschr. f. Naturw., vol. 19, p. 573-677. 10 pl.). 1885
—— Die Entwickelungsgeschichte der socialen Ascidien. (Jen. Zeitschr. f. Naturw., vol. 18, p. 45-120, pl. 1-8).. 1885
—— Die Entstehung des Generationswechsels der Salpen. (Jen. Zeitschr. f. Naturw., vol. 22, 1888, p. 398-414).. 1889
—— Zur Entwickelungsgeschichte der Pyrosomen. (Jen. Zeitschr. f. Naturw., vol. 23, p. 595-658, pl. 30).. 1889
—— Ueber die erste Bildung des Zwitterapparates in den jungen Pyrosomenstöcken. (Festschr. Leuckart, Leipzig, p. 374-384, pl. 38)........................ 1892
—— Ueber die Entstehung des Peribranchialraumes in den Embryonen der Ascidien. (Zeit. f. wiss. Zool., vol. 56, p. 365-401, 2 fig., pl. 19-20)................... 1893
—— Einige Beobachtungen über die Bildung des äusseren Mantels der Tunicaten. (*Ibid.*, vol. 24, p. 488-505).. 1883
—— Die Segmentation des Ruderschwanzes der Appendicularien. Zusammenfassende Uebersicht. (Zool. Centralbl., 2. Jahrg.. nºˢ 20/21, 25 nov., p. 609-614, 2 fig.). 1895
—— Die Pyrosomen der Plankton-Expedition, p. 7-95, pl. 1-6, 1 carte, 2 fig. texte... 1895
—— Neuere Untersuchungen über die Embryonalentwicklung der Salpen. (Zool. Centralblatt, vol. 3, p. 117-133, 8 fig.) [Compte rendu critique des récentes théories]. 1896
—— *Tunicata* in Bronn's Thier-Reich, vol. 3, Suppl.-Bd., livraisons parues (1-20), commencé en.. 1893
SHELDON (Lilian). — Note on the ciliated Pit of Ascidians and its Relation to the Nerv-ganglion and so Called Hypophysical Gland: and an Account of the Anatomy of *Cynthia rustica*. (Quart. Jour. of Micr. Sc., vol. 28, p. 131-148, pl. 9, 10)... 1887
SLUITER (C. Ph.). — Tunicaten. (R. Semon. Zool. Forschungsreisen in Australien, vol. 5, 2. Lief., p. 161-186).. 1895
STEENSTRUP. — Ueber den Generationswechsel, etc., p. 151........................ 1842
TODARO (F.). — Sur les premiers phénomènes du développement des Salpes. (Archiv. Ital. de Biol., vol. 2, p. 1).. 1882
—— Studi ulteriori sullo sviluppo delle Salpe. (Atti. R. Accad. Lincei. Mem. fis. mat. e natur., (4), vol. 1, p. 641-680).. 1885

TODARO (F.). — Sull'omologia della branchia delle Salpe con quella degli altri Tunicati. (Rend. Accad. Lincei, vol. 4, 2 sem., p. 437-444, 2 fig.) 1889
—— Sur l'origine phylogénétique des yeux des Vertébrés et sur la signification des épiphyses et des hypophyses de leur cerveau, de la fosse ciliée et de la glande de Hancock des Tuniciers. (Archiv. Ital. Biol., vol. 9, p. 55-57) 1892
—— Sull'organo visivo delle Salpe. (Atti. Accad. Lincei Rend. (5), vol. 2, p. 374-381, fig.). 1893
TRAUSTEDT (M. P. A.). — Die einfachen Ascidien des Golfes von Neapel. (Mittheil. d. Zool. Stat. Neapel, vol. 4, p. 448) 1883
—— *Spolia atlantica*, Bidrag til Kundskab om Salperme. (Danske Vid. Selsk. Skrift, 4 vol., 1885, p. 339-400, pl. 1-3) 1887
—— Die *Thaliacea* der Plankton-Expedition. Systematische Bearbeitung. (Ergebn. d. Plankton-Exp., vol. 2, 16 p., 1 pl.) 1893
ULJANIN (B.). — Die Arten der Gattung *Doliolum* im Golfe von Neapel. etc. (Leipzig, 4) 1884
WAGNER (N. C.). — Ueber das Nervensystem der Tunicaten. (Biol. Centralblatt, vol. 10, p. 425-426) 1890
VALLE (A. Della). — Contribuzioni alla storia naturale delle Ascidie composte del Golfo di Napoli. (Napoli) 1877
—— Nuove Contribuzioni alla storia naturale delle Ascidie composte del Golfo di Napoli. (Rendiconto d. real. Accad. d. Lincei (3), vol. 10, p. 431) 1881
—— Sur le bourgeonnement des Didemnides et des Botryllides et sur le type entéro-cœlien des Ascidies. (Arch. Ital. Biol., vol. 2, p. 50-72, 3 pl.) 1882
—— Recherches sur l'Anatomie des Ascidies composées. (Archiv. Ital. Biol., vol. 2, p. 9) 1882
VOGT (C.). — Mémoires sur les Salpes de la mer de Nice. (Bull. Inst. Nat. Genev., vol. 1, p. 226) 1853
—— Sur les Tuniciers nageants de la mer de Nice. (Mém. de l'Inst. Genev., vol. 2, p. 1). 1854
WAGNER (N.). — Sur l'organisation de l'Anchinie. (Comptes rendus, Acad. Sc. Paris, vol. 99, p. 615, et Ann. and Mag. Nat. Hist. (5), vol. 14, p. 368) 1884
WATT. — On the Structure of *Boltenia pachydermatina*. (Trans. N. Zealand Inst., vol. 24 (7), 1891, p. 334-348) 1892
WILLEY (A.). — Remarkable Ascidian (*Styeloides eviscerans*). (Quart. Journ. of Micr. Sc. (New ser.), vol. 39, p. 161-166) 1896
—— Studies on the *Protochordata*. (Quart. Journ. of Micr. Sc., vol. 35, p. 295-333) 1893
—— Studies on the *Protochordata*. (Quart. Journ. of Micr. Sc., vol. 34, p. 317-360, pl. 30, 31, 6 fig.) 1893
WINIWARTEN (H. von). — Note sur la glande annexe du tube digestif des Ascidies simples. (Arch. Biol., vol. 14, p. 261-275, pl. 11) 1895
WINTERSTEIN (T.). — Zur Kenntniss der Thiercellulose oder des Tunicine. (Zeitschr. f. Phys. Chemie, vol. 26, p. 43-56. — Com. preliminare in Ber. D. Chem. Ges., vol. 26, p. 362-364) 1893

TABLE DES MOTS TECHNIQUES

ET INDICATIONS DIVERSES

LISTE DES HÔTES DES PARASITES

Aucun Tunicier n'est parasite.

INDEX GÉNÉRIQUE
DES PROCORDÉS

CONTENANT LES PRINCIPAUX SYNONYMES

Les noms de groupes sont en gros caractères, les noms de genres en petits caractères, les synonymes entre parenthèses.

Paris. — Imprimerie Paul Schmidt, 20, rue du Dragon.

